

Rózsa Lajos

A gazda-parazita kapcsolat
egyres evolúciós, ökológiai és viselkedési vonatkozásai

akadémiai doktori értekezés

Budapest
2005. szeptember 23.

Tartalomjegyzék

| | |
|---|----|
| 1. Bevezetés..... | 4 |
| 2. A tetvek (Insecta: Phthiraptera) evolúciós-ökológiai sajátosságai..... | 6 |
| 2.1. A tetvek rendje: evolúciós és ökológiai áttekintés | 6 |
| 2.1.1. Bevezetés | 6 |
| 2.1.2. A tetvek eredete | 7 |
| 2.1.3. Fajgazdagság, elterjedés és gazdaspecifitás | 9 |
| 2.1.4. Testtáj-specifitás | 12 |
| 2.1.5. Egyedfejlődés és genetikai háttér | 13 |
| 2.1.6. Életmód..... | 14 |
| 2.1.7. A külső környezeti tényezők hatása a tetvességre..... | 15 |
| 2.1.8. Tetvesség hatása a gazdaállatokra | 16 |
| 2.1.9. Madarak tetvek elleni védelme és a tetvek kitérési válaszreakciói | 17 |
| 2.1.10. Tetvek és az emberi faj korai története..... | 19 |
| 2.2. A testtáj-szegregáció kialakulásának egy lehetséges evolúciós mechanizmusa | 21 |
| 2.3. A gazda csoportos életmódjának hatása a tetvességre: esettanulmány két varjúfajon .. | 24 |
| 2.3.1. Bevezetés | 24 |
| 2.3.2. Anyag és módszer..... | 25 |
| 2.3.3. Eredmények | 26 |
| 2.3.4. Megbeszélés | 29 |
| 2.4. A madarak tetveinek gyakorisági eloszlása..... | 31 |
| 2.4.1. Bevezetés | 31 |
| 2.4.2. Anyag és módszer..... | 32 |
| 2.4.3. Eredmények | 33 |
| 2.4.4. Megbeszélés | 34 |
| 2.4.5. Kitekintés: egy hasonló gazda-parazita rendszer..... | 35 |
| 2.5. A madarak tetveinek abundanciája..... | 36 |
| 2.5.1. Bevezetés | 36 |
| 2.5.2. Anyag és módszer..... | 37 |
| 2.5.3. Eredmények és megbeszélés | 38 |
| 2.6. A madarak tetveinek taxonómiai diverzitása..... | 42 |
| 2.6.1. Bevezetés | 42 |
| 2.6.2. Anyag és módszer..... | 44 |
| 2.6.3. Eredmények | 46 |
| 2.6.4. Megbeszélés | 50 |
| 2.7. Hajtetű (<i>Pediculus humanus capitis</i>) ivararányok elemzése | 53 |
| 2.8. Ivari szelekció tasakospatkány-szörtetvekben..... | 54 |
| 2.8.1. Bevezetés | 54 |
| 2.8.2. Morfológiai elemzés | 55 |
| 2.8.3. Eredmények | 59 |
| 2.8.3. Biogeográfiai vonatkozások | 60 |
| 2.8.4. Értékelés | 64 |
| 2.9. Irodalom | 65 |

| | |
|---|-----|
| 3. Metodikai fejlesztések | 84 |
| 3.1. Parazitás fertőzések kvantitatív elemzése | 84 |
| 3.1.1. Bevezetés | 84 |
| 3.1.2. Az egyes mérőszámok tulajdonságai és interpretációja | 86 |
| 3.1.3. Az adatközlés javasolható módja | 88 |
| 3.1.4. A statisztikai hipotézisek tesztelése | 89 |
| 3.1.5. Melyik minta a fertőzöttebb? | 90 |
| 3.1.6. A „parazitás nyomás” összehasonlítása minták között | 90 |
| 3.2. A parazita zsúfoltság | 92 |
| 3.2.1. Bevezetés | 92 |
| 3.2.2. A zsúfoltság kvantifikálása | 95 |
| 3.2.3. Tárgyalás | 97 |
| 3.3. Sztochasztikus egyenlőség | 99 |
| 3.4. <i>Quantitative Parasitology</i> | 99 |
| 3.5. Irodalom | 101 |
| 4. Kitekintő kérdések | 104 |
| 4.1. Fertőzések rosszindulatú terjesztése | 104 |
| 4.1.1. Bevezetés | 104 |
| 4.1.2. Modellépítés és szimuláció | 105 |
| 4.1.3. Szimulációs eredmények | 109 |
| 4.1.4. Altruizmus és rosszindulat | 112 |
| 4.1.5. A manipulációs hipotézis korlátai | 114 |
| 4.1.6. Az állatok továbbfertőzési viselkedése | 115 |
| 4.1.7. Az emberek továbbfertőzési viselkedése | 118 |
| 4.1.8. Diszkusszió | 122 |
| 4.2. Irodalom | 123 |
| 5. Összefoglalás | 126 |
| 6. Köszönetnyilvánítás | 128 |
| 7. Táblázatok | 129 |

1. Bevezetés

Mikor egy magamfajta zoológus elérkezik oktatói-kutatói pályájának egy olyan nevezetes pontjához, mint az akadémiai doktori dolgozat benyújtása, akkor szükségképpen elgondolkozik azon, hogy voltaképpen mi a feladata egy zoológusnak a mai Magyarországon és a Világban. Én három olyan feladatot találtam, amely kihívásként hatott rám és munkára ösztönzött.

- nyilván feladatom legalább egy vagy néhány állatcsoport alapos ismerete, e csoportok jellemzésében új tulajdonságok és evolúciós-ökológiai összefüggések felismerése, vagy a korábban anekdotikus szinten már felismert tulajdonságok és összefüggések egzakt leírása,
- feladatom továbbá fejleszteni a tudományterületem metodikáit (elsősorban a más tudományterületeken megjelenő új módszerek adaptálásával), hogy fiatalabb munkatársaim már jobb eszköztárral láthassanak majd munkához,
- és végül feladatom lehet egyfajta kitekintés, tehát a szakterületem szűkebb határai között felismert összefüggések kapcsán olyan általánosabb érvényű mondandó megfogalmazása, amely talán már tágabb körben is érdeklődésre tarthat számot.

A dolgozat fejezeteit e hármas célkitűzés mentén rendeztem sorba. Az 1. pont kapcsán ismertetem a tetvek (Insecta: Phthiraptera) evolúciós és ökológiai sajátosságainak elemzése terén végzett munkáinkat. Ezek főként a tetvek habitat szegregációját, a gazdaegyedek közti eloszlását, mennyiségét, taxonómiai változatosságát, ivararányát és ivari testméret-dimorfizmusát befolyásoló evolúciós és környezeti tényezők felderítésére irányultak. A ragályosan – testi érintkezéssel – terjedő kórokozók közül talán éppen a tetvek a legalkalmasabbak a kvantitatív elemzésekre, hiszen szabad szemmel is láthatók, természetes élőhelyükön megfigyelhetők, és viszonylag könnyen megszámlálhatók. A természetbúvár és faunista elődök talán több egyedszám adatot halmoztak fel a tetvek, mint a legtöbb más ragályos parazita esetében. Ezért a metodikai fejlesztések (2. pont) kapcsán munkám főként a statisztikai eszköztár fejlesztésében való közreműködésre irányultak. Ezután a tágabb érvényességi körben is általánosítható eredményeket ígérő elemzéseket (3. pont) ismertetem. Érdeklődési körömből adódóan ez is a

ragályos kórokozók és gazdafajaik viszonyával kapcsolatos kérdés; a fertőzések „rosszindulatú” terjesztésének – mint a fajon belüli agresszió egy mechanizmusának – evolúciós és ökológiai hátterét elemzem.

A „parazita” („élősködő”) kifejezést nem állatorvosi vagy orvosi, hanem ökológiai értelemben használom. Jelenthet az állatokban vagy emberekben élősködő bármilyen lényt, legyen az vírus, baktérium, egyszerű eukarióta (Protista), gomba vagy állat. Az élősködés fogalmának illetve a kapcsolódó további alapfogalmak definíciói könyvemben megtalálhatók¹. *„MTA Biológiai Tudományok Osztályának minimum feltételei az MTA Doktora cím megszerzéséhez”* című követelményrendszer ezt mondja: „a publikációs szám és az összesített impakt faktor kizárólag a kandidátusi (...) fokozat megszerzése óta megjelent, *a doktori értekezésben felhasznált közlemények* figyelembe vételével történik (kiemelés tőlem). Ezt úgy értelmeztem, hogy értekezésemnek a korábbi publikációim összefoglalását kell tartalmaznia.

Publikációim többsége azonban nem kizárólag saját művem, hanem több szerző közös alkotása, saját szerzőségem nem minden esetben domináns szerep. Ahol első szerző vagyok, a szerzői sorrend nem feltétlenül tükrözi a szerzők intellektuális hozzájárulásának mértékét. Saját szerepemet jobban megértheti és mérlegelheti az olvasó, ha figyelembe veszi, hogy szerzőtársaim közül Reiczigel Jenő matematikus, Rékási József faunista, míg Anders P. Møller a viselkedés-ökológiában elismert kutató. Amikor pl. a Reiczigel Jenővel közösen írott dolgozataimat itt mintegy másodközlésre a saját nevem alatt benyújtom, akkor a helyzet természetéből fakadóan nem hagyhatom ki a kizárólag általa alkotott matematikai eredményeket, mert ezek nélkül a közös dolgozataink általam írott biológiai része önmagában értelmetlen volna. Az ilyen fejezeteket mindenesetre erősen lerövidítettem.

Budapest, 2005. szeptember 20.

Rózsa Lajos

¹ Az értekezés valamennyi fejezete támaszkodik alábbi könyvemre:

Rózsa L. 2005. *Élősködés: az állati és emberi fejlődés motorja*. Medicina Budapest. p. 318.

2. A tetvek (Insecta: Phthiraptera) evolúciós-ökológiai sajátosságai

2.1. A tetvek rendje: evolúciós és ökológiai áttekintés²

2.1.1. Bevezetés

Jelen összefoglaló célja a tetvek (Phthiraptera) rendjének evolúciós, ökológiai és viselkedésbiológiai áttekintése. Összefoglalásom főként a madarak tetveivel foglalkozik, hiszen saját munkám (és így a következő fejezetek) tárgyát is elsősorban a madártetvek képezik. A dolgozat számos pontján támaszkodom Rothschild & Clay (1952), Marshall (1981), Clayton & Moore (1997) valamint Johnson & Clayton (2003) összefoglaló műveire. A taxonok latin nevei a teljes értekezésben Price *et al.* (2003) munkáját követik.

A tetvek a legnagyobb testű ragályos (testi érintkezéssel terjedő) paraziták, ezért könnyen megszámlálhatók, morfológiájuk és viselkedésük pedig a hagyományos természetbúvár eszközökkel is jól vizsgálható. Kutatásuk ezért lehetőséget nyújt a gazda-parazita kapcsolat számos olyan elemének vizsgálatára, amelyek a vírusok, baktériumok, protiszták, gombák, vagy férgek esetében metodikai nehézségek miatt nem kutathatók.

A tetvek a rovarok legnagyobb olyan rendje, mely kizárólag állati élősködő fajokból áll. Másodlagosan szárnyatlan ektoparaziták, melyek kizárólag madarak tollazatában és emlősök szőrzetében élnek. Legfontosabb morfológiai jellemzőik:

- testhossz főként 1-4 mm közti (szélsőségekkel: 0,9-11 mm),
- a szájszervek rágó vagy szűrő-szívó típusúak,
- a tarsus 1 (Anoplura) vagy 2 ízből áll,
- a fejük (és gyakran a test is) háthasi irányban lapított,
- a petén (serkén) egy fedőlap (operkulum) zárja a kibúvónyílást,
- az állkapcsi tapogató redukált,
- az összetett szemek leegyszerűsödtek, pontszemeik nincsenek,
- a csáp 3 vagy 5 ízű, és
 - vagy a fej mélyedésébe visszahúzható (Amblycera),
 - vagy fonalas, a hímekben rögzítőszervvé módosulhat (Ischnocera),
 - vagy feltűnően rövid (Anoplura).

² Átírva és rövidítve az alábbi dolgozatok alapján: Rózsa L. 1996. Tetűalakúak (Phthiraptera) rendje. In: Papp L. (szerk.): *Zootaxonómia*. p. 184-186. Rózsa, L. 2003. A madarak tetvei (Phthiraptera). *Állattani Közlemények*, **88**, 3-29.

2.1.2. A tetvek eredete

A rend morfológiai (Lyal 1985) és genetikai (Whiting *et al.* 1997) bizonyítékok szerint egyaránt a fatetű (Psocoptera rend) rokonsági körből származik, ezen belül is talán a *Liposcelis* génuszhoz áll a legközelebb. Elképzelhető, hogy a fatetvek rendje ezért parafiletikusnak bizonyul, és a tetvek rendje valójában a Liposcelidae család ikerkládja (Yoshizawa & Johnson 2003). A fatetvek – és különösen a lapos és szárnyatlan *Liposcelis* fajok – ma is gyakori fakultatív kommenzalisták madarak és emlősök fészkeiben, olykor még az állat testén is előfordulnak. A rend eredetét az obligát ektoparazita életmód megjelenésétől számítjuk. Nem tudjuk azonban, hogy ez mely földtörténeti korban és milyen gazdaállaton történhetett.

Többen megkérdőjelezték a tetvek monofiletikus voltát is, azt sugallva, hogy esetleg több, közeli rokon fatetű csoport is áttérhetett az obligát parazita életmódra, de ezt az elképzelést kevés adat támogatja. Legújabbban Johnson *et al.* (2004) molekuláris genetikai bizonyítékokkal támasztotta alá mindezt. Eredményeik szerint az Amblycera tetvek a Liposcelididae fatetvek ikerkládja, míg az (Anoplura + Rhyncophthirina + Ischnocera) tetű-klád az (Pachytroctidae + Liposcelidae + Amblycera) klád ikerkládja. Ha ez az eredmény megbízható, akkor a tetvek rendje parafiletikus eredetű, és így taxonómiai értelmét veszítheti.

Mai elterjedésüket tekintve a tetvek elsősorban madárélősködők, az ismert fajok 78 %-a, és az ismert génuszok 69 %-a madarakon él. Nem csoda, hogy a rend eredetével kapcsolatban a legelterjedtebb nézet az, hogy a tetvek madarakon alakultak ki, majd másodlagosan néhány kisebb csoportjuk emlősökön is megjelent. Az emlősökön élő taxonok ráadásul – egy kivételtől (Anoplura) eltekintve – viszonylag szűk földrajzi elterjedéssel jellemezhetők. Amióta ismertté váltak a madarak kialakulását időben megelőző tollas dinoszauruszok is, megjelent a kézenfekvő lehetőség, hogy a tetvek esetleg azokon a tollas Theropoda dinoszauruszokon alakultak ki, melyek később a madarak őseivé váltak.

Csak hogy az emlősök másodlagos szerepe a jelenkorban megtévesztő. A ma élő állandó testhőmérsékletű gerincesek 68 %-a madár, ha tehát az eddig ismert tetűfajok 78 %-a madárélősködő, akkor az nem tükröz nagymértékű aránytalanságot. A különbséget a kutatásukra fordított erőfeszítés különbsége is okozhatja, hiszen az emlőstetvek nagy hányada rágcsálókön él, és ezeket valószínűleg kevésbé kutatták, mint a madarakat. Az emlősök sokkal régebbi csoport, mint a tollas dinoszauruszok

és a madarak, ezért hosszú földtörténeti időszakon keresztül ők voltak a potenciális tetvek számára egyedül alkalmas gazdaállatok. Az a tény, hogy egyes emlőstetű taxonok mai elterjedése Dél-Amerikára, Ausztráliára és Madagaszkárra korlátozott, nem feltétlenül jelenti azt, hogy ezek viszonylag későn kialakult fejlődési ágak, amelyek a Jura-Kréta átmenet után a földrajzi akadályok miatt már nem tudtak szétterjedni más kontinenseken. Mindez úgy is értelmezhető, hogy az egykor világszerte elterjedt tetűcsoportok csak az emlősök néhány ősi jellegű, mára már erősen korlátozott elterjedésű csoportján maradtak fent.

Az esetleges kövületek segíthetnék a rend eredetének feltárását, de a tetvek jellegüknél fogva rendszerint nem fosszilizálódnak. Kumar & Kumar (1999; 2001) leírt két ízeltlábút a triászból, melyeket ők emlős- és madártetű fajokként azonosítottak. A fajok közti összehasonlításban a tetvek testmérete rendszerint pozitív összefüggést mutat a gazdafajok testméretével (Harrison 1915), ezért súlyos probléma, hogy a leírt fossziliák sokkal kisebbek (testhossza 0,23, ill. 0,60 mm), mint például a mai kolibri-tetvek. Testük körvonala ráadásul páncélos atkák (Oribatida) körvonalaire emlékeztetnek, összességében úgy tűnik tehát, hogy e fossziliák nem tetveket képviselnek. Még meglehetősen nagyobb a Rasnitsyn & Zherikhin (1999) által leírt, 18,5 mm hosszú rovar a Kréta korból, amely körvonalaiban is emlékeztet a mai tetvekre. A rovar különösen nagy mérete a ma élő tetvek szokásos méretarányai között is értelmezhető, ha figyelembe vesszük, hogy e faj valószínű gazdaállatai szőrös, repülő pteroszauruszok voltak, és ezek testmérete jóval meghaladta a mai madarak méretét. E fosszília tehát tovább bonyolítja a képet, hiszen most már a gerincesek 3 osztálya közti „nagy ugrásokat” kellene figyelembe vennünk. Elképzelhető, hogy a tetvek pteroszauruszokon alakultak ki, és innen terjedtek szét madarakra és emlősökre. Vagy nem pteroszauruszokon alakultak ki, de ezek közvetítésével terjedtek a madarak és emlősök között, ekkor viszont érvényes marad a fenti érvelés az emlős eredet nagyobb esélye mellett. Végül az is lehetséges, hogy a pteroszaurusz-tetvek a madarak vagy emlősök tetveinek egy kihalt oldalága, esetleg téves a kövület tetűként való értelmezése. Mindenesetre a pteroszaurusz eredet ellen szól, hogy e hüllők – és különösen a szőrös fajaik – jóval az emlősök után jelentek meg, fészket valószínűleg csak a fiókanevelés idején használtak, és szőrzetük valószínűleg rövidebb és gyéresebb volt sok emlős szőrzeténél.

2.1.3. Fajgazdagság, elterjedés és gazdaspecifitás

A paraziták nemcsak maguk képezik a földi biodiverzitás jelentős hányadát, de egyúttal gazdafajaikat is növekvő változatosságra szelektálják. Ha tehát a biodiverzitás megőrzendő természeti érték, akkor ezen belül az élősködők diverzitása is annak tekinthető (Rózsa 1992). A tetvek köréből a mai napi alig néhány kihalt fajt ismerünk, és ezek is a gazdafaj kihalása miatt haltak ki (lásd pl. Mey 1990). Az egyetlen hazai próbálkozás, amely természetvédelmi szempontból jelentős parazitafajok felkutatását célozta, Merkl *et al.* (2004) munkája. A szerzőtársaimmal a kerecsen (*Falco cherrug*) fészkek rovarfaunájának feltárására vállalkoztunk, de természetvédelmi szempontból különösen jelentős fajt nem tudtunk kimutatni.

Linnaeus (1758) mindössze egyetlen génuszba sorolt 23 tetűfajt nevezett meg, ezzel szemben a ma ismert 303 génuszban a fajok és alfajok száma közel 4500 (Price *et al.* 2003). Ezek leírása – kevés kivételtől eltekintve – kizárólag morfológiai alapon történt, ezért a faji és alfaji nevek jórészt „morfológiai fajokra” vagy „morfológiai alfajokra” vonatkoznak. A kevés rendelkezésre álló genetikai elemzés azonban azt mutatja, hogy a „morfológiai fajok” rendszerint meglepően jól illeszkednek a természetben valóban létező biológiai fajokhoz (lásd például Johnson *et al.* 2002a). A fajok leírása természetesen még ma sem zárult le, de úgy becsülhető, hogy a világ tetűfajainak talán a felét, talán a többségét már leírták, és Európában már alig akad ismeretlen tetűfaj (de lásd pl. Rékási 1998). A nagytestű, látványos madárfajok elég jól kutatottak, a legtöbb új faj a rágcsálókról és énekesmadarokról várható.

A tetvek minden kontinensen elterjedtek, egyes fajaik még a nyílt óceánokon is előfordulnak. A szívótetvek egy csoportja, az Echinophthiridae család, fókák és rozmárok (Pinnipedia) él, míg a víz alá merülő madarak a Menoponidae és/vagy Philopteridae családok fajaival fertőzöttek.

A rendnek 4 jól elkülönült csoportja ismert, ezeket alrendeknek tekintjük. A szívótetvek (Anoplura) az elefánttetvekkel (Rhyncophthirina) alkotnak monofiletikus csoportot, ezek ikerkládja a fonalascsapú tetvek (Ischnocera), míg a bunkóscsapú tetvek (Amblycera) ez utóbbi közös kládnak az ikerkládja. A korábbi taxonómiai felfogás szerinti „rágótetvek rendje” (= „szőr- és tolltetvek, Mallophaga”), mely az Amblycera és Ischnocera alrendeket foglalta össze, parafiletikus csoport, és így értelmét veszítette. A madarakon elterjedt négy családból három a bunkóscsapúak közé tartozik. A Menoponidae család fajai változatos alakú és életmódú tetvek, a

madarak minden rendjén előfordulnak. A Laemobothriidae család kevésbé elterjedt, fajai a daru-, gólya- és sólyomalakú madarak nagytermetű, sok vért fogyasztó tetvei. A Ricinidae család szintén fajokban szegény, nagytestű, és sok vérrel táplálkozó csoport, de csak kolibriken és énekesmadarakon él. E családot a szűrő-szívó szájszerv jellemzi (Clay 1949a), de természetesen nem tartozik a szívótetvek (Anoplura) alrendbe. A madarakon legelterjedtebb és legváltozatosabb csoport a fonalascsapúak alrendjébe tartozó Philopteridae család. Ezek vért gyakorlatilag nem fogyasztanak, főként tollazat élettelen sűrűjében rejtőzködnek, és piheszálakkal táplálkoznak.

Valószínűleg minden madárfajon él egy vagy több tetűfaj, ugyanakkor az emlősök sok, viszonylag nagy csoportja (pl. denevérek, cetek stb.) mentes a tetvektől. A klasszikus parazitológia tankönyvek a tetveket szélsőségesen gazdaspecifikus parazitaként jellemzik. A rend α -taxonómiai feldolgozásában mindmáig alapvető probléma, hogy



1. ábra. A tetvek fontosabb taxonjai, gazdaállataik (madarak és emlősök külön feltüntetve), az ismert génuszok és fajok száma, végül a négy alrend helyzete. A baloldali kladogram csak az elágazások sorrendjét jelzi, az ághosszakokat nem illusztráltuk. A jobboldali kérdőjel a valószínű polifiletikus eredetre utal.

sok szerző eleve feltételezte a szigorú gazdaspecifitást, ezért ha egy génuszt egy addig ismeretlen gazdafajról gyűjtöttek, akkor szinte automatikusan új fajnak tekintették. Ez természetesen alapvető hiba, hiszen ha a tetűfajokat a gazdafajok alapján véljük definiálni, akkor azután már nem vizsgálhatjuk a természetben létező tetűfajok gazdaspecifitását. A tetvek egyes fajai valóban csak egyetlen gazdafajról ismertek, más fajok viszont számos különböző, egymástól morfológiailag és taxonómiaiilag is távol álló gazdafajon is előfordulnak. Így például a *Menacanthus eurysternus* faj eddig a verébalakúak (Passeriformes) és harkályalakúak (Piciformes) 175 fajáról ismert. Hasonlóképp, két közelrokon faj, az *Anatoecus icterodes* és az *A. dentatus* egymással párhuzamosan fertőz sok tucatsóly, hattyú- és lúdcsapat (Anseriformes). Igaz, ezek valójában „morfológiai fajok” melyek akár számos biológiai fajt is tartalmazhatnak.

A gazdaspecifitás elemzésében egy idejétmúlt és félrevezető eszme a természetben létező fertőzések egy részét a pusztán szokásjog alapján „normális” gazda-parazita kapcsolatnak, egy más részét pedig „nem-normális” („straggler” vagy „desertoer”) kapcsolatnak minősíteni (Rózsa 1993a). Helyes kérdés viszont azt elemezni, hogy az adott tetűfaj képes-e önfenntartó népséget létrehozni a kérdéses gazdafajon.

A gazdaspecifitást több különböző olyan korlát okozhatja, amely egymástól függetlenül is akadályozhatja az idegen gazdafajon való elterjedést. Johnson *et al.* (2002a) mindezt az amerikai gerleken elterjedt két génuszon vizsgálták. A *Columbicola* és a *Physconelloides* tetvek egyaránt széles földrajzi elterjedésűek, és egy-egy fajuk akár több különböző gerlefajon is előfordulhat. Egy-egy tetűfajon belül az eltérő gazdafajok szerint, illetve az azonos gazdafaj eltérő földrajzi helyzetű állományai szerint is kialakulnak genetikailag eltérő tetű rasszok. A *Columbicola* tetvek terjedése kevésbé szigorúan kötődik a fajon belüli szülő-utód és hím-nőstény kapcsolatokhoz mert jobban terjednek kullancslegyeken való foréziával. Nem meglepő tehát, hogy a *Columbicola* fajok rasszai kevésbé tükrözik az eltérő gazdafajokon való előfordulást, mint a *Physconelloides* fajok rasszai, melyeknek az idegen fajokra való terjedési képessége erősebben korlátozott. A *Columbicola* tetvek viszont nehezebben telepednek meg újabb gazdafajon, ha az eltérő testméretű. Ezek ugyanis elsősorban az evező- és farktollak felszíni árkaiban lapulnak, ezért különösen érzékenyek ezeknek az árkoknak az optimális méretére, végső soron tehát a gazda testméretére (Bush *et al.* 2005). Ezzel szemben a *Physconelloides*

tetvek a pihetollazatban élnek, és nagyon különböző testméretű gazdaegyeden is könnyen megtelepednek. A gazdaspecifitást tehát főként a fajok közti átterjedésre való képesség hiánya korlátozza a *Physconelloides* tetvek esetében, míg az átterjedés után az önfenntartó populáció létrehozására való képesség hiánya korlátozza a *Columbicola* tetvek esetében.

2.1.4. Testtáj-specifitás

A tetvek nem egyenletesen oszlanak el a madár testének felületén, hanem egyes anatómiai régiókban sűrűsödnek, máshol ritkák vagy hiányoznak, ezt nevezik testtáj-specifitásnak. Előfordulásuk részben azért testtáj-specifikus, mert eltávolításuk a testről testtájanként eltérő mértékű (Rózsa 1993b), és részben azért, mert a tetvek maguk is szelektíven keresnek a madár tollazatának egyes helyeket (pl. mert az védettebb, vagy több táplálékot biztosít).

A madarak tetvei szinte mindig a tollazatban (de soha nem a tollazat külső felszínén), vagy a tollazattal borított bőrön élnek. A csupasz, tollatlan bőrön nem fordulnak elő, mert onnan a madár könnyen eltávolíthatná őket (kivéve talán a pelikánok torokzacskójában élő *Piagetiella* fajokat). Néhány génusz, mint például a *Colpocephalum* fajok, a még fejlődő, „tokos” evezőtoll lágy csévéjébe üreget rágnak, majd az így kialakult, csökkent méretű evezőtoll csévéjének üregében rejtőznek, és a csévé nyílásán át járnak ki a tollazatba táplálkozni.

A lárvák gyakran kissé más testtáj-specifitást mutatnak, mint az imágók, és különösen a peték elhelyezkedése szintén különbözhet. A testtáj-specifitás szoros kapcsolatban áll a tetű alakjával. Így például a szárny és a farok nagy tollain élő tetvek rendszerint keskeny, hosszúkas alakúak, és képesek e nagy tollak zászlóin az ágak közti felületi árkokban meglapulni. A nyakon és fejen élő tetvek viszont széles, ovális potrohuk és háromszögletű fejük miatt körte alakúak, őket a tollázkodó madár csőrével nem érheti el. A tetvek egy másik csoportja a testet borító pihetollazatban bujkál, ők igen kicsiny, ovális testű fajok. A Philopteridae családban a különböző testtáj-specifitással jellemezhető és különböző alakú tetvek egymással párhuzamosan több alkalommal is megjelentek (Smith 2001).

Az egyazon madárfajon együtt élő különböző tetűfajok rendszerint eltérő testtájakra specializálódnak, tehát testtáj-szegregációt mutatnak (2.2. fejezet).

2.1.5. Egyedfejlődés és genetikai háttér

Egyedfejlődésük kifejlés (epimorfózis), petéjükert serkének nevezzük, három lárvastádiumuk van. Általában ivarosán szaporodnak, de az emlősökön néhány parthenogenetikus tetűfaj is ismert. A serkét cementálóanyaggal rögzítik szőrszálakra vagy tollcsévékre, ezek a kikelésig mintegy 4-10 napig fejlődnek. Az egyes lárvastádiumok időtartama egyre növekvő, általában 3-12 napig tart. Az imágó stádium tartamát 1 hónapnyira becsülik, eközben a nőstények napi 1 petét raknak. Szaporodási rátájuk más rovarokhoz viszonyítva alacsonynak tűnik. Az életciklus minden szakasza a gazdaegyeden zajlik, és gyakran több, egymást követő generáció tagjai is egyazon madáron élnek.

A tetvek kromoszómái kicsinyek, és a kromoszómaszám alacsony ($n=2-12$). Az első genetikai vizsgálatok azonban nem a nukleáris, hanem a mitokondriális genom egyes szakaszainak vizsgálatán alapultak, ami azért probléma, mert a tetvek mitokondriális genomja kivételesen variábilis (Johnson *et al.* 2003), és így az eredmények ellentmondásokat is tartalmaznak. A mitokondriális genom egyes szakaszai összehasonlíthatók a madarak mitokondriális genomjának homológ szakaszaival. A citokróm *b* gén egy szakaszát elemezve Page *et al.* (1998) kimutatták, hogy e szakaszon a tetvek molekuláris evolúciója mintegy 2-3-szor gyorsabb, mint a madaraké. Ennek oka nemcsak a tetvek gyorsabb generációváltása, hanem talán az is, hogy náluk minden továbbfertőzési esemény együttjár a populációméret beszűkülésével („bottleneck effect”).

Az újabb törzsfarekonstrukciók során már több lokuszt elemeznek, lehetőleg nukleáris és mitokondriális genomból egyaránt. Így ma már hozzávetőleges képünk van a rend főbb csoportjainak rokonsági viszonyairól (lásd pl. riboszómális RNS alapján: Barker *et al.* 2002; mitokondriális és nukleáris DNS alapján: Johnson & Whiting 2002).

Amint egyre jobban megismerjük a tetvek és gazdáik molekuláris törzsfáit, mind több csoportban elemezhetjük a két törzsfarekonstrukció összevetését avagy független voltát. Gólyaalakúak (Ciconiiformes) és Philopteridae tetvek (Paterson *et al.* 2000), valamint sarlósfecskék (Apodiformes) és Menoponidae tetvek (Page *et al.* 1998) törzsfái között szignifikáns hasonlóságot sikerült kimutatni, de nincs ilyen hasonlóság a *Brueelia* (Philopteridae) tetvek és énekesmadár (Passeriformes) gazdáik törzsfái között (Johnson *et al.* 2002b).

2.1.6. Életmód

Minden élősködő jól körülhatárolt, szigetszerű élőhelyen, a gazdaegyeden(-ben) él. E habitat-sziget természete alapvetően különbözik a valóságos földrajzi szigetek jellegétől, hiszen létük időben erősen korlátozott, és ezért a paraziták legfeljebb néhány generációnyi időtartamot tölthetnek egyazon gazdán. A továbbfertőzés a tetvek életmenetének rövid, de kockázatos pillanata, mely valószínűleg jelentős szelekciós nyomást gyakorol minden fajra. A tetvekhez legközelebb álló *Liposcelis* fatetvek nemcsak morfológiai téren tűnnek az ektoparazita életmódra „preadaptáltak”, hanem abból a szempontból is, hogy „továbbfertőzésre” alkalmas adaptációkat kellett kifejleszteniük, mert jellemző élőhelyeik – korhadó fatuskók, gerincesek fészkei stb. – térben jól elkülönült és rövid élettartamú habitat-szigetek.

A tetvek rendszerint a madarak közti közvetlen testi érintkezés kapcsán, és különösen a szülő-utód kapcsolatban (Clayton & Tompkins 1994) terjednek. A szülő-fióka kapcsolatban számos alkalom adódik a tetvek továbbjutásra, de a tetvek egy része mégis a szülőmadáron marad. Általában nem tudjuk, hogy mekkora az a hányad, amely továbbfertőz, illetve amely helyben marad, mely fejlődési stádiumok és melyik ivar milyen eséllyel dönt a továbbfertőzés illetve a helyben maradás mellett, és hogy e döntések meghozatalánál milyen környezeti tényezőket vesznek figyelembe.

Hillgarth (1996) fácánkakasok csüdjét ragasztóval kente be, és így kimutatta, hogy a tetvek a párzás pillanatában a kakas lábán szaladnak át egyik madárról a másikra. A kakukk (*Cuculus canorus*) és más obligát költésparazita fajok specifikus tetvei kizárólag a kifejlett kakukkok közti érintkezések, elsősorban nyilván a párzás során terjednek (Brooke & Nakamura 1998).

Vannak másodlagos fertőzési módok, melyek a beteg vagy frissen elpusztult madárról történő menekülés esetén nyújtanak némi esélyt az életben maradásra. Így például a bunkóscsápúak elhagyják az elpusztult gazdaállatot, és szabadon kószálva keresnek újabb gazdát. Ennek a terjedési módnak a hatékonyságát eddig nem vizsgálták. A fonalascsápú tetvek olykor kullancslegyeken (Hippoboscidae) rögzítik magukat rágóikkal, hogy foretikus módon jussanak át új gazdákra (Keirans 1975).

Az emlősök szívótetvei vért szívnak. A madarak tetveinek túlnyomó többségét adó fonalascsápú fajok pihetollakat rágnak. Más tollak, főként fedőtollak, de még az evező- és farktollak tövéénél is képződnek finom, piheszerű tollágak, amelyek nem kapcsolódnak össze zászlóvá, természetesen ezt is lerágják. Az erősebben fertőzött

madarak a piheréteg láthatóan nagy hányadát elveszítik. A bunkóscsápúak elsősorban a madarak bőrén nagy mennyiségben képződő hámtörmelékkel és vérrel táplálkoznak. A Menoponidae család fajai megrágnak az éppen növekedő, tokos tollakat, ezekből vérhez és más élő szövetekhez jutnak. A Laemobothriidae és a Ricinidae családok képviselői vért fogyasztanak.

Egyes tetvek többé-kevésbé ragadozók lehetnek, de ennek mértékét nem ismerjük. Néhány esetben atkák és rovarok kitintöredékeit ismerték fel a gyomorban (Oniki & Butler 1989). Anekdotikus információk alapján valószínűsíthető, hogy a serkékre és tetűlárvákra jelentős predációs nyomást gyakorolnak akár a más fajba, akár az azonos fajba tartozó kifejlett tetvek is (Durden 1987). Elképzelhető, hogy a serkék szigorúbb testtáj-specifitása és a gyakran igen különös nyúlványokkal mintázott operkulumai részben a predáció elhárítását szolgálják.

A madarak bőre és tollazata igen meleg és száraz élőhely, ezért a fajok többsége – mely vért nem fogyaszt – számára korlátozó tényező lehet a vízhiány. Psocoptera őseikhez hasonlóan sok fonalascsápú tetűnél és egyes bunkóscsápú fajoknál is a nyelven függőleges kitinnyúlványok (szkleritek) helyezkednek el a labrum és a labium között, melyek lehetővé teszik a levegő páratartalmának hatékony felvételét (Rudolph 1982).

A fonalascsápúak többsége, és a bunkóscsápúak néhány faja *Rickettsia*-szerű baktérium-fertőzéseket hordoz. Az emlősök tetvei közt a baktériumok hiányoznak a Trichodectidae családból, de jelen vannak a Rhyncophthirina és az Anoplura alrendekben. A petesejten át, transzováriális fertőzéssel jutnak a következő generáció tagjaiba, és bakteriocitának (vagy micetocitának) nevezett, e célra specializált sejtekben élnek. Minden jel szerint szimbionták, a tollevő fajoknál szerepük van a nehezen bontható keratin emésztésében, a vérszívó fajoknál talán vitaminokat szintetizálnak (Reed & Hafner 2002).

2.1.7. A külső környezeti tényezők hatása a tetvességre

A közelmúltig elterjedt nézet volt, hogy a madarak tollazatán belül a hőmérséklet és a páratartalom annyira állandó, hogy a külső (tehát a madáron kívüli) környezeti tényezők hatása elhanyagolható. Moyer *et al.* (2002) azonban kimutatták, hogy a tollazaton kívüli és belüli páratartalom szorosan összefügg, és a gerlék és galambok

fonalascsápú tetveinek prevalenciája³ és intenzitása⁴ terepen és laborkísérletekben egyaránt erősen függ a légkör páratartalmától. Nem tudjuk, hogy eredményeik mennyire általánosíthatók. A tetűökológiai kutatások egyik nagy problémája, hogy a legtöbb kísérletes vizsgálat fonalascsápúakon történik, miközben a bunkóscsápúak életmódja azokétól sok vonásban eltérő. Mégis elképzelhető, hogy a jelenség általános, hiszen a nagyon száraz habitatban élő fajok, mint például a tűzokfélék (Otididae) és a pusztaityúkfélék (Pteroclididae) családjainak képviselői, aránytalanul kevés tetűfajt hordoznak a velük összehasonlítható családokhoz képest. Másrészt viszont a fauna listák alapján úgy tűnik, hogy a víz alá merülő madarakon (bár több jelentős csoport kivételével) fajokban kevés tetűfaj él. Így például a pingvinfélék (Spheniscidae), vagy a hazai faunából a vöcsökfélék (Podicipedidae), a kormoránfélék (Phalacrocoracidae), a halászsas (*Pandion haliaetus*), a jégmadár (*Alcedo atthis*), vagy a vízirigó (*Cinclus cinclus*) rendre kevesebb tetűfaj gazdája, mint a velük összevethető rokon taxonok. A tetvek csökkent fajgazdagsága a száraz élőhelyeken élő és víz alá merülő madarakon azonban ma még csak anekdotikus ismeret, egzakt vizsgálatok nem történtek.

2.1.8. Tetvesség hatása a gazdaállatokra

Erős fertőzés esetén a Philopteridae család fajai számottevő mértékben fogyasztják el a tollazat piherétegét, anélkül, hogy a madár testén (a kontúrtollak külső felületén) ebből bármi is látszana. Vadon élő házigalambok (*Columba livia*) ennek hatására jelentősen (8,5%) növelik anyagcseréjüket, mert pótolni kényszerülnek a romló hőszigetelés miatti hőveszteséget (Booth *et al.* 1993).

A mechanikai károk másik formája inkább a Menoponidae család fajait jellemzi, melyek megrágják a fejlődő tollak csévéjét, és így többé-kevésbé károsodott evező- és farktollak megjelenését okozzák. A *Machaerilaemus malleus* a füstifecske (*Hirundo rustica*) fejlődő farktollának zászlójára rág számottevő lyukakat (Kose & Møller 1999; Pap 2005), a *Colpocephalum* és a hasonló életmódú génuszok fertőzései pedig teljes evező- és farktollak elvesztéséhez vezetnek.

A bunkóscsápúak több-kevesebb vért fogyasztanak, akár a fejlődő tollcsévék megrágása által, akár – a Ricinidae családban – szűrő-szívó szájszervükkel. Az

3 A prevalencia (%) a fertőzött egyedek aránya a populációban ill. az azt reprezentáló mintában.

4 Az intenzitás a paraziták egyedszáma fertőzött gazdán. Értéke 1 vagy annál nagyobb szám.

okozott vérveszteség mértékét és hatását nem ismerjük. A sok vért fogyasztó fajok azonban alkalmasak lehetnek arra, hogy vírusokat, baktériumokat, vagy akár állati parazitákat is terjesszenek madarak között. Így például a hattyúk szívében élő *Sarconema eurycerca* (Filarioidea: Nematoda) mikroszkópikus lárvái – a mikrofiláriák – a madár vérében keringenek, majd ezeket egy bunkóscsápú tetű, a *Trinoton anserinum* viszi át egy következő madárra (Cohen *et al.* 1991). Barlett (1993) lilealakú madarak mikrofiláriáit vizsgálva több bunkóscsápú fajban, de néhány fonalascsapú tetűben is talált életképes féreglárvákat. Tudjuk tehát, hogy tetvek elvihetnek mikrofiláriákat a fertőzött madárról, de nem tudjuk még, hogy ezt a fertőzést valóban átadhatják-e egy újabb madárnak.

A párválasztási preferenciák, vagy például a csoportos állatok hajlama a fertőzött fajtársak kiközösítésére olyan magatartási adaptációk, melyek részben a ragályos fertőzések elkerülését szolgálják. Ha a madár a párválasztás során nem-fertőzött fajtársat választ, akkor növeli esélyét annak, hogy (1) utódai jó rezisztencia-allélokat örökölnék, hogy (2) ő maga nem fertőződik a párzás és általában a párkapcsolat során, és végül, hogy (3) párja jó ivadékgondozó partnernek bizonyul majd (Hamilton & Zuk 1982; Møller 1990; Clayton 1991a). Keveset tudunk arról, hogy a tetvek szerepet játszanak-e a madarak párválasztásában, és ha igen, akkor a madarak milyen bélyegek alapján ítélik meg egymás fertőzöttségét. Clayton (1990) szerint a házigalamb tojók preferálják a kevésbé fertőzött hímeket, és a fertőzöttség mértékét valószínűleg a tolláskodás intenzitása alapján becsülik. Kose *et al.* (1999) szerint a füstifecskében a farktollak fehér foltjainak nagyobb méretét preferáló ivari szelekció folyik. Mivel a fehér felület némileg kedvezőbb a tollakat rágó tetvek számára, mint a fekete felület (a melanintól keményebb a toll), ez a szignál talán a hátrányelv (Zahavi 1975) alapján értelmezhető.

2.1.9. Madarak tetvek elleni védelme és a tetvek kitérés-i válaszreakciói

Ha a fertőzést nem sikerült elkerülni, akkor a madár megkísérelheti különféle védekezési reakciókkal kiirtani a tollazatában élő tetveket. Úgy tűnik, hogy a tetvekre ható legjelentősebb predációs nyomást a gazdamadarak mechanikai önvédelme jelenti (Clayton 1991b). A madarak csőrükkel tolláskodnak és lábukkal vakaródnak. E viselkedésformák részben a tetvekre való vadászatnak tekinthetők. A vadon élő madarak a nappal mintegy 10%-ban (0,3 %-25,4 %) tolláskodnak és vakaródnak (Cotgreave & Clayton 1994).

A fej és nyak felülete nem érhető el a csőrrel, ezért a madár ezt lábával vakarja. Ez azonban a tolláskodásnál kevésbé hatékony mód a tetvek eltávolítására, legalábbis ezt sugallja a fej-specifikus tetvek nagy mérete és széles alakja. Clayton & Cotgreave (1993) fajok közti összehasonlító elemzésben kimutatta, hogy a különösen nagy csőrű madarak (pl. tukán, gulipán, pelikán fajok) csőrük tolláskodásra való viszonylagos alkalmatlanságát úgy kompenzálják, hogy a lábbal való vakaródzás arányát növelik a csőrrel való tolláskodás kárára. A fej és a nyak védelme sok madárfajban megoldódik, ha a madár egy alkalmas szexuális vagy szociális partnerre tesz szert, mely csőrével kurkássza partnere nyakát és fejét.

A tolláskodás elől való kitérésre szolgáló adaptációk a tetvek testtáj-specifitása, testmérete, alakja, rejtőszíne, a tollazat alkalmas zugaiban való rejtőzködés képessége, valamint a fény előli menekülés. A tolláskodás sok fajban kísérletesen gátolható, például egy „csippentő” (egy C alakban meghajlított drót, melynek végeit a galamb orrnyílásaiban rögzítve akadályozza csőrük pontos záródását, Clayton 1991b), vagy a felső csőrkéva hegyének 1-2 milliméternyi csonkítása révén (Rózsa 1993b). A csőrrel tolláskodni képtelen madáron nemcsak a tetvek mennyisége nő meg ugrásszerűen, de az átlagos testmérete is. Mindezt azt jelzi, hogy a tolláskodás igen erőteljes irányító szelekciót fejt ki a tetvek méretének csökkentésére, és a tolláskodás hiánya már néhány generáción (1-2 hónapon) belül is mérhető mikroevolúciós változásokat eredményez (Clayton *et al.* 1999).

Közismert, hogy a tolláskodás egyik funkciója a farktömirigy (*glandula uropygii*) által képzett zsír felhordása a tollazatra. Korántsem minden madárban van farktömirigy. A struccok (Struthionidae), nanduk (Rheidae), kazuárok (Casuariidae), tűzokok (Otididae), galambok (Columbidae), papagájok (Psittacidae), bagolyfecskék (Podargidae), és harkályok (Picidae) sok fajából hiányzik. Léte vagy hiánya olykor – például a házigalambnál – még fajon belül is változó. A mirigyváladék nem csak zsírokat tartalmaz, hanem antibakteriális hatóanyagokat is, és *in vitro* kísérletben a tetvek ellen is hatásosnak tűnik (Moyer *et al.* 2003).

Sok madár idegen kémiai hatóanyagokkal kezeli tollazatát. Ennek egy látványos módja a hangyázás, mely eddig mintegy kétszáz madárfaj esetében ismert, sajátos védekezési mód. Ennek ektoparazita fertőzések elleni hatására eddig kevés adat utal. Sok madár használ aromás növényeket a fészek bélésében, de ezek esetleges inszekticid vagy repellens hatása nem kielégítően ismert (Moyer & Clayton 2003).

A madarak gyakran napoznak, vagy porban, vízben fürdenek, és mert a különösen száraz vagy különösen nedves tollazat a tetvek számára hátrányos tűnik, felmerül a gyanú, hogy e viselkedésmódok is védelmet nyújthatnak a tetvek ellen. Erről ma még alig tudunk valamit, jobbára még az is feltáratlan, hogy a madarak mely taxonjaiban milyen fürdési módok fordulnak elő. Pedig vannak taxonómiaiilag determinált mintázatok, hiszen például a galambalakúak (Columbiformes) sosem fürdenek porban.

A vérszívó ízeltlábúak általában nyálat juttatnak a sebbe, hogy különböző hatóanyagokkal érzéstelenítsenek és manipulálják a helyi vérkeringést. Ezért az ízeltlábúak vérszívásával szemben rendszerint lehetséges az immunológiai védelem, ahogyan például a szívótetvek és az emlősök kapcsolatában is régóta ismert (Colwell & Himsl-Rayner 2002), hiszen az immunválasz kicsaphatja a nyál hatóanyagait. Nyilván a madarak is mutathatnak immunválaszt a bunkóscsápú tetvekkel szemben, bár ezt közvetlenül még senki sem vizsgálta.

2.1.10. Tetvek és az emberi faj korai története

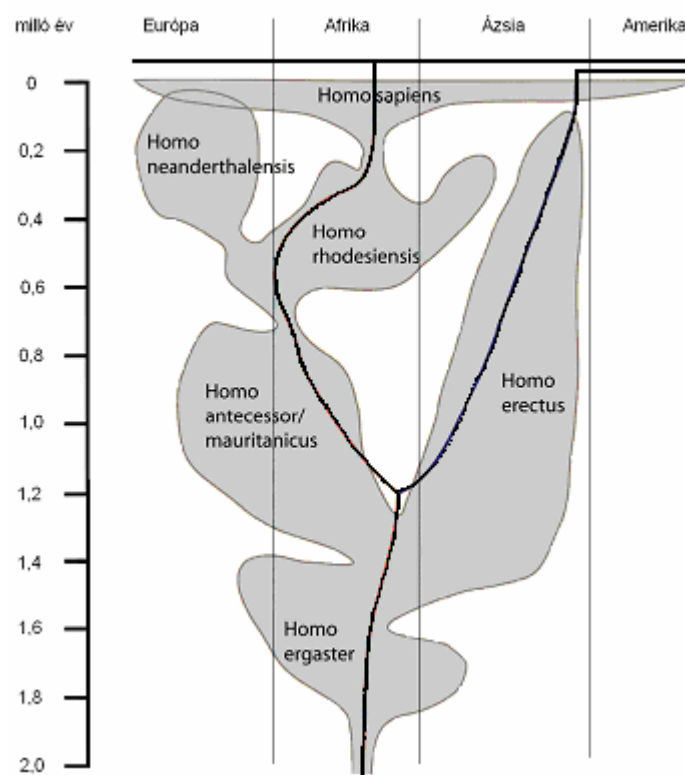
A haj- és ruhatetű (*Pediculus humanus ssp.*) legközelebbi rokona a csimpánzon élő *Pediculus schaeffi* Fahrenholz, 1910. Ésszerű ezért azt feltételeznünk, hogy e tetvek nem az evolúciós közelmúltban történt gazdaváltással kerültek az emberi fajra, hanem őseik az ember és a csimpánz közös őseként szolgáló korai Hominidák parazitái voltak. E tetvek kutatásának eredményei tehát érdekes adalékokkal szolgálhatnak az emberi faj prehisztorikus történetéről is.

A közelmúltban Reed *et al.* (2004) molekuláris vizsgálatok alapján megmutatta, hogy a modern *Pediculus humanus* két genetikailag jól elkülönült kládból áll. Ezek egyike amerikai, és csak fejtetvek alkotják, másika viszont globálisan elterjedt, és fejtetvek valamint ruhatetvek együtt alkotják. Ez utóbbi klád mintegy 100.000 évvel ezelőtt átesett egy jelentős populációméret-beszűkülésen (bottleneck), amely időben egybeesik a modern emberi faj történetében kimutatható hasonló eseménnyel. A két klád egymástól való elkülönülése mintegy 1,18 millió évvel ezelőttre tehető, vagyis egy nagyságrenddel megelőzi a modern *Homo sapiens* kialakulását⁵. A szerzők szerint valószínűtlen, hogy a tetvek e két kládja sokáig együtt fordult volna elő azonos gazdapopuláción. Mindez inkább azt jelzi, hogy a

⁵ Valószínűnek látszik, hogy e két klád két jól elkülönült biológiai fajt reprezentál.

modern *Homo sapiens* az Afrikából való kiáramlása és globális elterjedése után más kontinensen (talán Kelet-Ázsiában) közvetlen testi kontaktusba kerülhetett az archaikus *Homo erectus* képviselőivel. Nem sokkal e cikk megjelenése után fedezték fel Délkelet-Ázsiában a *Homo floresiensis* leleteket. Ekkor kiderült, hogy a Flores szigeten (Indonéz szigetvilág) ez a *Homo erectus*-tól származó archaikus emberfaj még a közelmúltban (38.000-18.000 éve) is együtt fordult elő a modern *Homo sapiens*-szel (Brown *et al.* 2004; Morwood *et al.* 2004).

A fejtetű (*Pediculus humanus capitis*) és ruhatetű (*Pediculus humanus humanus*) két olyan forma, melyek ökotípus, alfaj vagy faj volta máig erősen vitatott (Leo *et al.* 2002; Leo *et al.* 2005). Érdekes adalék azonban fajunk történetéhez, hogy a két forma elkülönülése nagyjából az emberi ruházkodás megjelenésével egyidőben, mintegy 72.000 (± 42.000) évvel ezelőtt történt (Kittler *et al.* 2003).



2. ábra. Reed *et al.* (2004) interpretációja az emberi fajok (szürke mezők) és a *Pediculus humanus* két nagy kládja (fekete vonalak) eredetéről.

2.2. A testtáj-szegregáció kialakulásának egy lehetséges evolúciós mechanizmusa⁶

Az egyazon madárfajon együtt élő különböző tetűfajok rendszerint eltérő testtájakra specializálódnak, tehát testtáj-szegregációt mutatnak. Ez nemcsak a tetvesség esetében, de szinte minden más élősködő-együttesben is alapvető mintázat. Próbálták ezt a táplálékforrásokért folyó kompetícióval magyarázni (Clay 1949b; Marshall 1981), csak hogy pl. a vért szívó fajok ugyanazt a táplálékforrást fogyasztják, akár térben elkülönültek egymástól, akár nem. Rohde (1991) szerint a testtáj-szegregáció adaptív értéke az együtt élő rokon parazita-fajok közti szexuális izoláció és a nemi partnerek egymásra találása. Ennek némileg ellentmond, hogy ilyen szegregációt mutatnak a parthenogenetikus és a fejlődési ciklusuk ivartalan szakaszában lévő paraziták is. Tetvek esetében pl. éppen a pete stádium mutat legmarkánsabb térbeli szegregációt (Baum 1968), noha a serkék természetesen nem táplálkoznak és nem keresnek nemi partnert.

Társszerzőmmel kidolgoztunk egy számítógépes modellt, mely leírja a testtáj-szegregáció evolúciójának egy lehetséges mechanizmusát. E modell működése nem függ a táplálkozási vagy szexuális kapcsolatoktól, mert a parazita-fajok közt csak a gazdafaj védekezése által közvetített, indirekt kapcsolatot illusztrál. Egyedi alapú („individual-based”) modellezéssel ábrázoltuk egy gazdafaj és a rajta élő két parazitafaj evolúcióját. A gazdának mindössze két anatómiailag elkülönült testtája volt, a paraziták populációinak növekedését pedig kizárólag a gazdák védekezése korlátozta. A szimulációkat generalista parazita fajokkal indítottuk, melyek a gazda védekezése – mint predáció – hatására testtáj-specifitást fejlesztettek. A gazda-populációt a védekezés hatékonyságának maximalizálására szelektáltuk. Modellünkben:

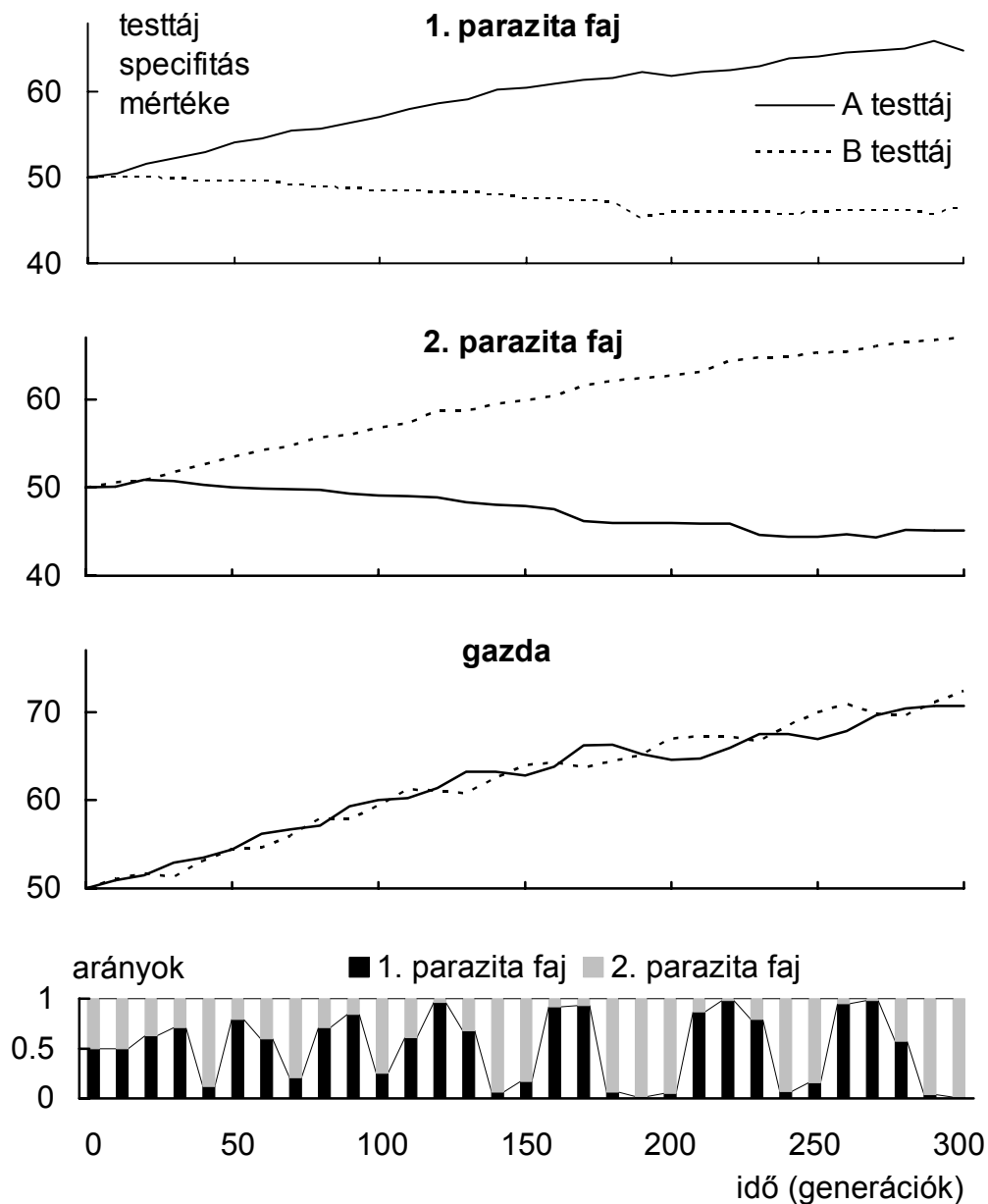
1. a gazdák eltérő védekezési módokkal csökkenthetik az eltérő testtájakon élő paraziták egyedszámát;
2. az eltérő testtájakon élő paraziták különböző kitérés módokkal kerülhetik el gazda támadásait;

⁶ Átirva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Reiczigel, J., & Rózsa, L. 1998. Host-mediated site-segregation of ectoparasites: an individual-based simulation study. *Journal of Parasitology*, **84**, 491-498.

3. mind a gazda védekezésnek, mind pedig a parazita elkerülési módoknak változatos genetikai háttere van;
4. a gazdák védekezése egyre hatékonyabb elkerülési módokra szelektálja a parazitákat;
5. a paraziták szaporodása egyre hatékonyabb védekezésre szelektálja a gazdákat;
6. negatív cserearány áll fent a paraziták elkerülési képességeiben az egyik illetve másik testtájon;
7. és negatív cserearány áll fent a gazdák védekezési képességeiben az egyik illetve másik testtájon.

A gazda védekezése testtáj-specifitás kialakítására szelektálta a parazitákat. A paraziták véletlenszerűen specializálódtak azonos, vagy különböző testtájakra. Megmutattuk, hogy az előbbi esetben instabil helyzet jön létre, amely az egyik parazita-faj kihalásával végződik, míg az utóbbi esetben a parazita-fajok együttélése stabilizálódik. A testtáj-szegregáció itt tehát egy fajszelekciós szintű mechanizmus hatására vált a túlélő parazita-együttesek általános jellemzőjévé.

Mi működteti e fajszelekciós mechanizmust? Egyrészt a 6. és 7. pontban említett negatív cserearányok. Ha egy parazita populáció mikroevolúciós folyamatok által fokozza az egyik testtájon való túlélési képességét, akkor ezzel bizonyos mértékig csökkenti a másik testtájon mutatott hasonló képességét. Hasonlóképp, ha a gazdapopuláció fokozza az egyik testtáj védelmét (pl. több erőforrást allokal e célra), akkor szükségképpen csökkenti a másik testtáj védelmét (kevesebb erőforrást allokal e célra). Ezekután, ha a két parazita-faj véletlenül különböző testtájakra specializálódott, akkor a gazdafaj védekezési specializációja jellegzetes ingadozást mutat; mindig annak a testtájnak védelmét erősíti, amelyen több parazita éppen több parazita él. Ezért aztán a másik testtáj védelme gyengül, és hamarosan már azon él több parazita stb. Ha viszont mindkét parazita-faj azonos testtájra specializálódott (ennek esélye modellünkben 0,5), akkor a gazda folyamatosan e testtáj védelmét erősítette, és az egyik parazita-faj véletlen „mintavételi hibák” halmozódásának eredményeként szükségszerűen kihalt. E kihalási mechanizmus azonos a populációgenetikából ismert genetikai drift mechanizmussal, amely kisméretű populációkban az allél-változatok kihalásáért felelős.



3. ábra. Egy testtáj-szegregációt eredményező szimulációs futás jellegzetes képe. Magyarázat a szövegben.

A fenti feltételek talán komplikáltnak tűnhetnek, de biológiailag valószerűek, és számos természetes ektoparazita együtttest jellemezhetnek. Nemcsak a tetvek esetében tűnik e szegregációs mechanizmus realiztikusnak, de a közelmúltban pl. ilyen elven működő testtáj-szegregációt írtak le denevéreken együttélő ektoparazita légyfajok esetében is (ter Hofstede 2004).

2.3. A gazda csoportos életmódjának hatása a tetvességre: esettanulmány két varjófajon⁷

2.3.1. Bevezetés

A telepesen fészkelő és csoportosan élő madarakon vélhetően több élősködő él, mint a területiálisan költő és kevésbé csoportosuló madarakon, hiszen a gazdaegyedek térbeli közelsége kedvez a paraziták terjedésének. E hipotézis tesztelésére két közelrokon varjófaj tetű fertőzöttségét, melyek közül a vetési varjú (*Corvus frugilegus*) inkább csoportos, míg a dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) inkább magányos életmódot él (Madge & Burn 1993). Elemeztük a tetvek abundanciáját és fajgazdagságát, valamint a gyakorisági eloszlások alakját és az ivararányokat. Mindkét varjófajon 5-5 tetűfajt találtunk, melyek ugyanazt az 5 génuszt képviselő fajpárok vagy populáció-párok.

Az azonos fajú és egyazon gazdaegyeden élő parazitákat „infrapopuláció”-nak nevezzük. Az azonos fajú infrapopulációk egy metapopulációt alkotnak (Margolis *et al.* 1982). A bolhák, kullancslegyek, és atkák abundanciája gyakran növekszik a fészkelőtelepeken a magányosan költő fajtársakhoz viszonyítva (Brown & Brown 1986; Shields & Crook 1987; Duffy 1991; Chapman & George 1991; Loye & Carroll 1991), ezzel szemben más vizsgálatok nem találtak ilyen összefüggést (Rogers, Robertson & Stutchbury 1991). A gazdaegyedek közelsége elősegítheti e kórokozók terjedését, mert ezek a gazdát elhagyva, szabadon kószálva kutatnak új gazdák után. A tetvek viszont elsősorban a gazdák közti közvetlen testi érintkezéssel terjednek.

A mintában előforduló leggyakoribb génuszok (*Myrsidea*, *Phlopterus*, *Brueelia*) esetében már korábban is dokumentálták a nem-egyensúlyi (0,5-től eltérő) ivararányokat (Wheeler & Threlfall 1986; Clayton, Gregory & Price 1992). Ezért a varjak tetvei lehetőséget adnak a nem-egyensúlyi ivararányok és a gazda szocialitása közti esetleges kapcsolat elemzésére.

Dolgozatunkban a tetvesség alábbi mutatókat hasonlítjuk össze a két gazdafaj között:

1. a kongenerikus fertőzések prevalenciája;
2. a kongenerikus infrapopulációk egyedszáma (csak imágók)

⁷ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rózsa L., Rékási J. & Reiczigel J. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, **65**, 242-248.

3. a gazda-egyedenkénti tetű-együttesek fajgazdagsága;

4. az egyes metapopulációk gyakorisági eloszlása. A paraziták gyakorisági eloszlása rendszerint aggregált: sok gazdán kevés parazita, kevés gazdán viszont sok parazita él (Crofton 1971). Az aggregáltság mértéke sok tényező, köztük a továbbfertőzés esélyének függvénye (Anderson & May 1985).

Clayton *et al.* (1992) szerint a tetvek nem-egyensúlyi ivararányai valószínűleg a lokális ivari versengésre (LMC) vezethetők vissza. LMC akkor alakul ki, ha a populáció sok, egymástól részben elszigetelt részre szakad, ahol a beltenyésztés jelentős (Hamilton 1967). Ilyenkor a nőtények azáltal maximalizálják szaporodási sikerüket, hogy utódaik között csökkentik az erősebben versengő ivar (rendszerint a hím) arányát. Ha a madarak tetveinél is LMC okozza a nem-egyensúlyi ivararányokat, akkor az alábbi két predikciót tehetjük:

5. A nagyobb infrapopulációk nagyobb eséllyel erednek többszörös fertőzésekből, ezért itt a tetvek párzási rendszere várhatóan közelebb áll a véletlenszerűhöz, tehát kevésbé beltenyésztett mint a kisebb infrapopulációkban. Ezért a kisebb infrapopulációkban 0,5-től jobban eltérő ivararányokat várunk.

6. A kevésbé szociális gazdafaj esetében az infrapopulációk izoláltabbak, és ezért itt 0,5-től jobban eltérő ivararányokat várunk.

2.3.2. Anyag és módszer

Magyarország és Románia faunisztikai vizsgálata során 89 dolmányos varjú és 37 vetési varjú fertőzöttségét vizsgálták meg (Rékási 1973; 1978; 1984; 1986; 1991; 1993; Rékási & Kiss 1977; 1980; 1984 valamint publikálatlan adatok). A madarak zömét lőtték, néhány példány véletlenszerűen (pl. autó által elütve) került kézre. A tetveket a tollazat szabad szemmel való átvizsgálása során, csipesszel gyűjtötték és 70%-os alkoholban tárolták.

Az alábbi paramétereket és statisztikai eljárásokat használtuk.

1. Prevalencia (fertőzött madarak / megvizsgált madarak). Az azonos génuszba tartozó, de eltérő gazdafajokról származó minták értékeit χ^2 próbával hasonlítottuk össze.

2. A kongenerikus infrapopulációk méretének összehasonlításához Mann-Whitney U-tesztet használtunk.

3. A tetvesség gazdaegyedenkénti fajgazdagsága. A madáregyedeket fajgazdagsági osztályokba soroltuk, majd ezen osztályok közti eloszlásaikat χ^2 próbával hasonlítottuk össze.

4. A *Myrsidea* tetvek egyes varjófajokon tapasztalt gyakorisági eloszlásait a negatív binomiális eloszláshoz való illesztéssel jellemeztük (maximum likelihood method: Bliss & Fisher 1953). Az aggregáltság mértékéül az elméleti eloszlás k kitevőjét használtuk. χ^2 próbával hasonlítottuk össze a *Myrsidea cornicis* dolmányos varjún, illetve a *M. isostoma* vetési varjún tapasztalt eloszlásait. A *Philopterus* tetvek eloszlásait a két gazdafaj között hasonló módon vetettük össze. A többi tetűfaj eloszlásait a kis példányszámaik miatt nem lehetett összehasonlítani.

Mivel a fenti két χ^2 próba során a gyakoriság várható értékei egyes cellákban jóval 5 alatt voltak, ezért az eltérések szignifikanciáját Monte Carlo szimulációkkal (2000 randomizáció) is elemeztük. A Monte Carlo szignifikancia szintek megegyeztek az előző eredményekkel. Megjegyezzük, hogy a fertőzöttség fenti jellemzői nem függetlenek egymástól.

5., 6. A *Myrsidea* és *Philopterus* ivararányok elemzéséhez először összevontuk az azonos gazda-parazita fajpárba tartozó és azonos infrapopuláció-mérettel jellemezhető tetveket. Ezzel csökkentettük a fertőzöttség alacsony mértékénél szükségszerű „zaj” szintjét. Mivel a gazdafajonként eltérő tetű-ivararányokat akartuk felderíteni, miközben az infrapopulációméret hatását is feltételeztük, egy variancia-kovariancia elemzést végeztünk, ahol a gazdafaj és a parazita génusz faktorként, az infrapopuláció-méret pedig kovariánsként szerepelt. A kovariáns hatása a faktorok előtt szerepelt. Ezzel lehetővé vált, hogy az infrapopuláció-méret hatását kiszűrve hasonlíthassuk össze a fajokat. Végül a reziduálisok eloszlását elemeztük.

A statisztikai tesztek kétoldalasak.

2.3.3. Eredmények

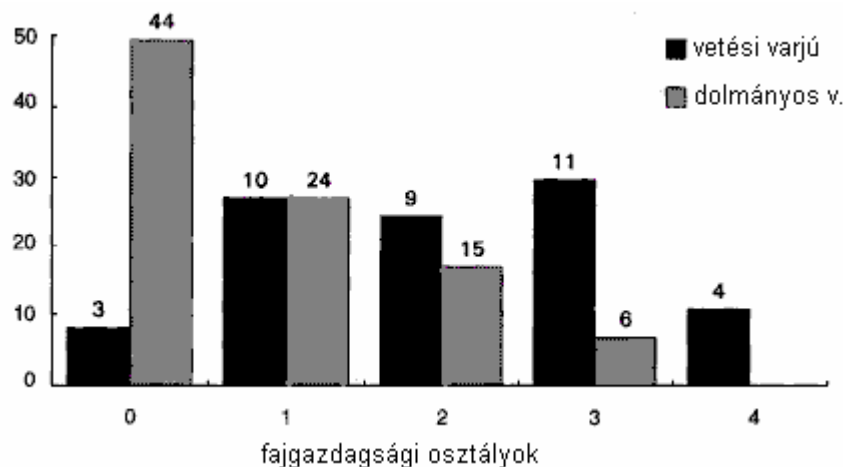
Ugyanaz az 5 tetű génusz fordult elő mindkét gazdafajon (I. táblázat). Két kongenerikus fajpár (*Myrsidea* spp. és *Philopterus* spp.) példányszáma volt elég nagy ahhoz, hogy valamennyi elemzésben szerepeljen.

1. A 89 dolmányos varjú 53%-a (47) volt fertőzött imágó tetűvel, míg a 37 vetési varjú 92%-a (34) mutatott hasonló fertőzést. Génuszonként külön vizsgált

prevalencia szignifikánsan nagyobbak bizonyult a vetési varjún a *Myrsidea*, *Philopterus*, *Brueelia* és *Colpocephalum* fajok esetében ($\chi^2=18,18$, $df=1$, $p<0,01$; $\chi^2=4,78$, $df=1$, $p<0,03$; $\chi^2=32,32$, $df=1$, $p<0,01$; $\chi^2=19,25$, $df=1$, $p<0,01$, sorrendben). A *Menacanthus* prevalencia nem különbözött ($\chi^2=0,00$, $df=1$, $p>0,96$) a két varjófaj között.

2. Ezzel szemben a *Myrsidea* és *Philopterus* infrapopulációk mérete – tehát a fertőzés intenzitása – nem mutatott szignifikáns eltérést (Mann-Whitney teszt, $U=286,0$, $p>0,33$; illetve $U=340,5$, $p>0,56$), míg a többi génuszra ez a kis mintaelemszámok miatt nem volt tesztelhető.

3. A dolmányos varjak egyedi fertőzöttségének fajgazdagsága átlagosan 0,81 volt, míg a vetési varjaké 2,08 (a fertőzetlen madarak nulla értékeit is beszámítva). A két varjófaj egyedeinek a fertőzések fajgazdagsági osztályai közt való eloszlása szignifikánsan különböző ($\chi^2=32,59$, $df=4$, $p<0,001$).

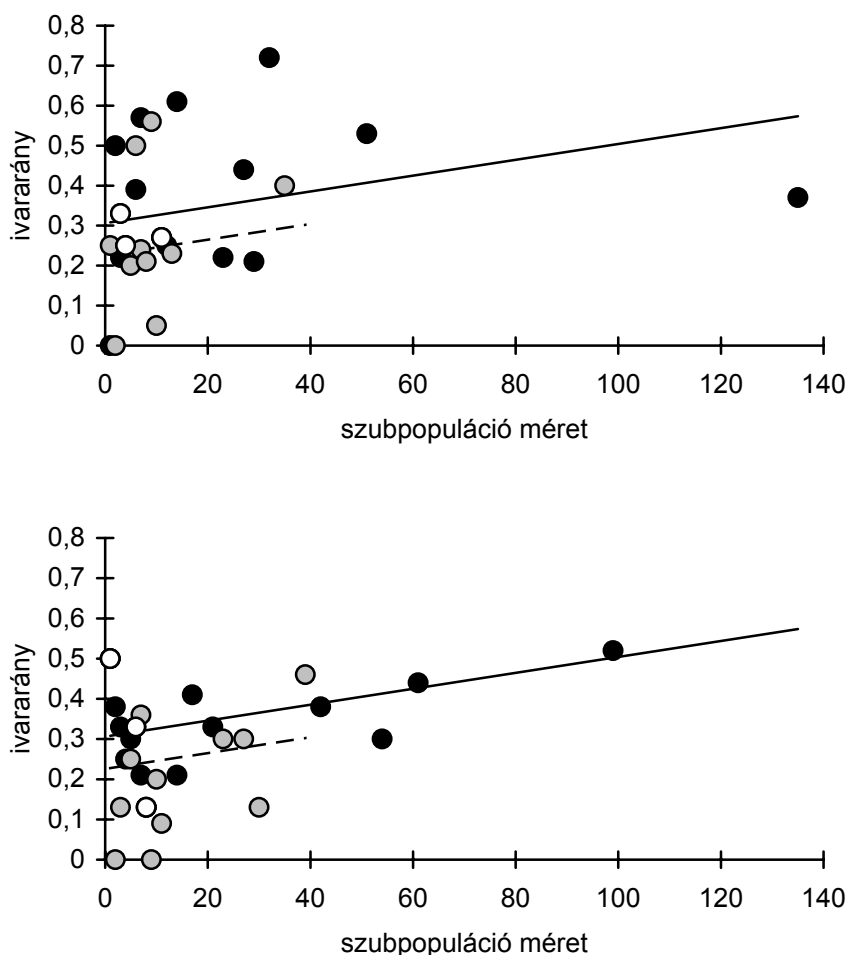


4. ábra. A vetési és dolmányos varjak egyedszámainak megoszlása a tetvesség fajgazdagsági kategóriák között.

4. A *Myrsidea* és *Philopterus* gyakoriági eloszlási nagyobb aggregáltságot mutattak a dolmányos varjakon (*M. cornicis* : $k=0,10$, $df=8$ és *P. ocellatus* $k=0,11$, $df=8$), mint a vetési varjakon (*M. isostoma*: $k=0,19$, $df=8$ és *P. atratus* $k=0,16$, $df=8$). AZ eloszlások alakjának különbsége szignifikáns volt a *Myrsidea* génuszban

($\chi^2=29,05$, $df=7$, $p<0,001$), míg a *Philoaterus* génuszban nem volt szignifikáns ($\chi^2=12,87$, $df=7$, $p<0,08$).

5., 6. A *Myrsidea* és *Philoaterus* ivararányok nőstény-túlsúlyt mutattak (I. táblázat). Az ivararány (a hímek aránya az összes imágó között) az infrapopuláció-



5. ábra. Vetési varjú (fekete) és dolmányos varjú (szürke) tolltetvek szubpopulációinak ivararánya (fehér folt=mindkét varjófaj, átfedésben) a fertőzöttség intenzitásának függvényében. Fent a *Myrsidea*, lent a *Philoaterus* tetvek szubpopulációinak ivararánya. Az egyenesek az ivararány és az intenzitás összefüggésének modelljei, melyek mindkét parazita génusz adatait összevonva készültek (folyamatos: vetési varjú, szaggatott: dolmányos varjú). A parazita ivararány mindkét gazdafajban intenzitás-függő, de az összefüggés lefutása különböző a két gazdafajban.

mérettel növekedett (5. ábra, $F=5,41$, $df=1$, 52 , $p<0,02$). Az ivararányok közelebb álltak az egyensúlyi 0,5-ös arányhoz a vetési varjak tetvei esetében, és szélsőségesebben eltértek attól a dolmányos varjak tetveinél ($F=4,15$, $df=1$, 52 ,

$p < 0,05$). Sem a tetű-génusz, sem a tetű-génusz és a gazdafaj közti interakció nem bizonyult szignifikáns faktornak ($F=0,98$, $df=1$, 52 , $p>0,32$; és $F=0,03$, $df=1$, 52 , $p>0,86$, sorrendben). Ezért a *Myrsidea* és *Philopterus* génuszok adatait összevontuk, de ez az ivararány-intenzitás összefüggés szignifikanciáját nem változtatta. A reziduálisok normális eloszlást mutattak ($\chi^2=4,65$, $df=5$, $p>0,46$). Az extrém értékek eltávolítása (intenzitás >40) nem változtatott az eredményen; a gazdafaj szignifikáns hatása tehát nem néhány kivételesen fertőzött egyed által okozott műtermék.

2.3.4. Megbeszélés

Várakozásainknak megfelelően a tetvesség – összességében vagy fajpáronként vizsgálva is – gyakoribb volt a vetési varjúban. Továbbá a territoriális gazdafaj egyedein tetű-fajokban szegényebb, és erősebben aggregált fertőzéseket találtunk, mint a koloniális gazdafaj egyedein. Ezek az eredmények összhangban vannak azzal az elképzeléssel, hogy a territoriális gazdafaj egyedein erősebben izolált infrapopulációk élnek, mint a koloniális madárfaj egyedein. A telepes fészkelés növeli a testi érintkezések gyakoriságát pl. a nemi partnerek, a táplálék, a fészkelőhelyek és fészekanyagok megszerzésért folytatott küzdelmek nagy száma miatt (Alexander 1974; Møller 1987). Habár az kísérletesen nem igazolt, hogy a tetvek e küzdelmek során terjedni tudnának, de pl. Hillgarth (1995) megmutatta, hogy a madarak párzása során jól terjednek.

Ugyanakkor ellentmond várakozásainknak és a széles körben elterjedt nézeteknek, hogy a telepesen költő és egész évben is csoportos életmódot élő gazdafajon a fertőzések intenzitása nem volt nagyobb, mint a territoriális gazdafajon.

A nem-egyensúlyi ivararányokkal kapcsolatos eredményeink teljes összhangban vannak azzal a feltevésünkkel, hogy ezek voltaképpen a lokális ivari versengés körülményei között optimalizált ivararányok, és az egyensúlyi 0,5-ös értéktől való eltéréseik mértéke tükrözi az infrapopulációk izoláltságának mértékét. A bunkóscsápú (*Myrsidea*) és a fonalascsápú tetvek (*Philopterus*) ivararányai hasonló eredményeket adtak. Az ivararány eredmények értékelése kapcsán azonban három alternatív hipotézist is meg kell említenünk.

1. Mintavételi hiba. A nőstényeket könnyebb gyűjteni, mert nagyobb testméretűek, ami a minta nőstény-túlsúlyát okozhatja. Ezzel szemben a nőstények nagyobb mérete a nagyobb mortalitásukat okozhatja, ha a tollászkodás során a

madár könnyebben találja meg őket, mint a kisebb hímeiket. Ez megmagyarázhat egyes hím-túlsúlyú ivararányokat (Kim 1985). Ha azonban az ivararány-eltéréseket mintavételi hiba vagy nemenként eltérő mortalitás okozza, akkor nem várható, hogy mértéke az infrapopuláció méret vagy az gazda csoportos életmódja függvényében alakuljon.

2. A lokális forrás versengés (LRC) esetén is kedvező lehet nem-egyensúlyi ivararányt mutató ivadékokat létrehozni, ha a populációnövekedés forrás-limitált, és az egyik ivar más eséllyel vándorol ki születési helyéről, mint a másik nem (Clark 1981). Azonban a tetűpopulációk növekedésének korlátozásáért inkább a gazda védekezése, és nem a táplálékforrások korlátozott volta felelős (Marshall 1981; Clayton 1991b).

3. Fisher (1930) klasszikus ivararány-elmélete szerint az optimális viselkedés a különböző nemű utódok létrehozásába egyforma erőforrásokat befektetni. Ha tehát az eltérő nemű utódok létrehozásának eltérnek a költségei, akkor optimális lehet az „olcsóbb” ivarból több példányt létrehozni. Csakhogy a tetveknél nincs ismert ivari testméret dimorfizmus a pete stádiumban, és nincs ismert ivadékgondozás („szülői befektetés”) a pete stádium után.

Mindezek alapján valószínűnek tűnik, hogy az itt tapasztalt nem-egyensúlyi ivararányok a lokális ivari versengés hatására jöttek létre. Bár az eredeti LMC elmélet (Hamilton 1967) nőstény-túlsúlyú ivararányokat jósolt, később kimutatták, hogy bármelyik nem nagyobb arányú létrehozása előnyös lehet, feltéve, hogy az adott nem nagyobb eséllyel vándorol ki az izolált infrapopulációkból (Bulmer & Taylor 1980; Leigh *et al.* 1985). A tetvek esetében nincsenek megalapozott ismeretek az ivarok esetlegesen eltérő diszperziójáról.

Jelen dolgozat az első próbálkozás a telepes és territoriális madarak tetvességének kvantitatív összehasonlítására. Az eredmények a telepes madárfajon nagyobb mértékű fertőzési lehetőséget jeleznek, melynek következtében az infrapopulációk izolációja lecsökken.

2.4. A madarak tetveinek gyakorisági eloszlása⁸

2.4.1. Bevezetés

Az aggregált eloszlás a parazita egyedek gazdaegyedeken való előfordulásának legjellemzőbb, általános formája: sok gazdán alig, vagy egyáltalán nem fordulnak elő, kevés gazdán viszont sok példányuk él. E gyakorisági eloszlás okait és következményeit alaposan kutatták sok élősködő csoportban. Crofton (1971) nyomán a negatív binomiális eloszlás a leggyakrabban használt matematikai modell e mintázat leírására. E dolgozatban 15 tetűfaj gyakorisági eloszlásait közöltük, valamint áttekintettünk 12 korábban publikált hasonló adatsort.

A gazdafaj szocialitásának mértéke köztudottan befolyásolja a gazda-parazita kölcsönhatásokat. Madarak ektoparazitáin végzett esettanulmányok szerint a nagyobb szocialitás – pl. telepes költés – egyik jelentős többletköltségét éppen az ektoparazita népségek feldúsulása jelenti (Brown & Brown 1986; Møller 1987; Shields & Crook 1987; Duffy 1991; Chapman & George 1991; Loye & Carroll 1991; Poiani 1992). E vizsgálatok azonban a fészekben lakó vérszívó atkákra, kullancsokra, bolhákra és poloskákra vonatkoztak, tehát olyan ektoparazitákra, melyek nem a gazdák közti közvetlen testi érintkezéssel terjednek, hanem aktívan mozogva kutatnak környezetükben újabb gazdaegyedek után.

Ezzel szemben a tolltetvek ragályosan terjedő paraziták, fertőzési esélyeik a gazdák közti közvetlen testi érintkezések gyakoriságától függenek. A territoriális dolmányos varjú és a koloniális vetési varjú közti összehasonlításban a tetű szubpopulációk hasonló átlagos intenzitást (egyedszámot) mutattak, de a telepes gazdán kevésbé aggregált eloszlásuk és ezért magasabb prevalenciájuk volt, ami arra utalhat, hogy a gazda csoportos életmódja elősegítheti terjedésüket (Rózsa *et al.* 1996). A szintén ragályosan terjedő tollatkák is magasabb prevalenciát mutatnak a csoportos gazdafajokon, mint a territoriális fajokon (Poulin 1991).

E fejezet célja, hogy a gazda csoportos életmódjának a tolltetvek gyakorisági eloszlására gyakorolt esetleges hatását vizsgáljuk. Elemzéseink telepesen költő gazdafajok 12 tetűfajának, illetve territoriális gazdafajok 15 tetűfajának gyakorisági eloszlásainak összevetésén alapulnak.

⁸ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rékási J., Rózsa L. & Kiss J. B. 1997. Patterns in the distribution of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*, **28**, 150-156. alapján.

2.4.2. Anyag és módszer

Rékási József faunisztikai vizsgálataiból származó adatainkat a tőkésréce (*Anas platyrhynchos*), erdei szalonka (*Scolopax rusticola*), balkáni gerle (*Streptopelia decaocto*), vetési varjú (*Corvus frugilegus*) és dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) fertőzésekről az II. táblázat foglalja össze. Ezek az adatok a Magyarország és Románia parazita-faunisztikai feltárása során születtek. A példányok zömét vadászatok során lötték. A tetveket a tollazatot szabad szemmel átkutatva, csipesszel gyűjtötték. Az alacsony prevalenciát (<10%) mutató tetűfajokat kihagytuk a jelen vizsgálatból. Ezen eloszlások közül négyet már egy másik cikkben is felhasználtunk (előző fejezet). Ott azonban csak az imágók egyedszámait használtuk, viszont itt – a más fajokkal való összehasonlíthatóság megteremtése céljából – most a lárvaegyedeket is beszámítjuk. További 12 tetűfaj gyakorisági eloszlásait a III. táblázatban jelzett szakirodalmi forrásokból gyűjtöttük.

A továbbiakban a tetvek szubpopulációjának nevezzük az azonos gazdaegyeden élő azonos fajú tetvek összességét (lárvák és imágók, peték nélkül). A prevalencia (%) a fertőzött gazdaegyedek aránya teljes mintában. Az abundancia a szubpopulációk mérete (egyedszáma), amely a nem-fertőzött egyedre is értelmezve nulla értéket is felvehet.

A gazdaegyedeket 22 fertőzöttségi osztályba soroltuk (0, 1, 2, ... 20, és >20 tetű madáregyedenként). A negatív binomiális eloszlás k kitevőjét és az elméleti eloszlások várható értékeit a Bliss & Fisher (1953) által leírt maximum likelihood módszerrel számítottuk. Az 1-nél kisebb várható értéket mutató osztályokat összevontuk. A tapasztalt és az elméleti eloszlások illeszkedését χ^2 próbával teszteltük (egyszempontos csoportosítás, szf= osztályok száma - 3).

A diszkrepancia indexet (D) Poulin (1993) definíciója alapján számítottuk.

A negatív binomiális eloszlás k exponensét, valamint a tapasztalt és elméleti eloszlás közti illeszkedési vizsgálatát az itt áttekintet cikkekben legtöbbször megbízhatatlan módon végezték. A szerzők a legegyszerűbb módon becsülik k értékét ($k = x^2/(s^2-x)$), noha ez közismerten megbízhatatlan az olyan erősen aggregált eloszlások esetén, amelyek a tetveket is jellemzik (Southwood 1978; Krebs 1989). Az alacsony várható értékkel jellemzett fertőzöttségi osztályok egybevonása gyakran nem történt meg, vagy ennek szabályai nem világosak. Ezeket az adatokat tehát újraszámítottuk, hogy a saját adatainkkal való összehasonlítás lehetőségét megteremtsük.

A gazdafajokat telepesen vagy territoriálisan költő fajoknak minősítettük Cramp & Simmons (1983; 1984), Cramp (1985; 1988), valamint Cramp & Perrins (1993; 1994a; 1994b) művei alapján. A prevalenciát, az abundancia átlagát és varianciáját, valamint az eloszlások aggregáltságát jellemző k és diszkrepancia értékeket Student t és Mann-Whitney tesztekkel hasonlítottuk össze.

Az abundancia átlaga és varianciája közti kapcsolatot lineáris regresszióval elemeztük. Az értékeket log-transzformáltuk. A \log (variancia) a \log (átlag) lineáris függvényével becsülhető (lineáris regresszió, $r=0,8552$, $F=68,069$, sz.f.=26, $P<0,0001$). A regressziós egyenes ($y=1,81 \cdot x+0,85$) alapján becsült várható értékeket kivontuk a tapasztalt értékekből, és az így nyert reziduálisokkal jellemeztük a variancia várható értékeitől való eltéréseit.

A statisztikai tesztek kétoldalasak, a számításokat InStat 2.01-el végeztük. A gazda egyedszám – mely a eloszlások egyes mérőszámainak várható értékét befolyásolhatja (Gregory & Woolhouse 1993; Poulin 1993; 1996) – nem mutatott szignifikáns különbséget a madárfajok két csoportja között (Student-féle t próba=0,2450, sz.f.=25, $P>0,80$). Hasonlóképp, a gazdafajok testtömege – mely korrelál a tetvek abundanciájával (Poiani 1995; következő fejezet) – nem mutatott szignifikáns különbséget a két csoport között (testtömeg adatok Dunning (1993) nyomán, Mann-Whitney U-statisztika=69,0, $N_1=12$, $N_2=15$, $P>0,32$). E szempontok szerint tehát a telepes és territoriális madárfajok közti összehasonlítás nem torzított.

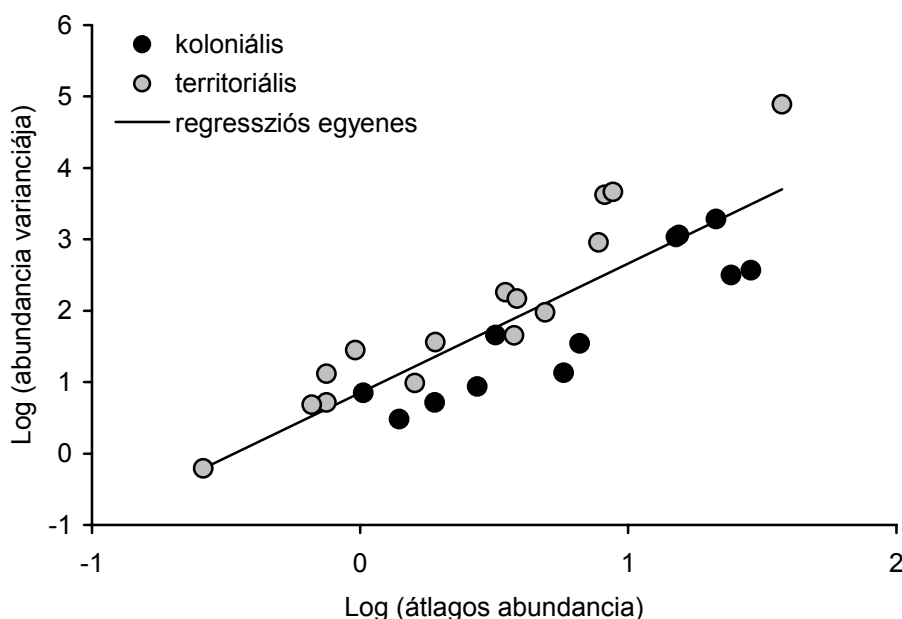
2.4.3. Eredmények

A 27 ismert tolltetű eloszlás leíró statisztikái a III. táblázatban találhatóak. Az abundancia varianciája minden esetben meghaladta az átlagát, ami az aggregált eloszlások jellemzője. Négy tapasztalt gyakorisági eloszlás szignifikánsan különbözött ($P<0,05$) a negatív binomiális modelltől, míg két esetben az eloszlás illeszkedése nem volt vizsgálható a fertőzöttségi osztályok alacsony száma (*Trinoton luridum*), illetve az adatok hiányosságai (*Philoptyerus capillatus*) miatt.

A tetűfajok abundanciájának átlagai és varianciái (log-transzformáció után) nem különböztek a telepesen illetve territoriálisan költő gazdafajok között (Student-féle t -teszt $t=1,3360$, sz.f.=25, $P>0,19$, Mann-Whitney U-statisztika=86,5, $N_1=12$, $N_2=15$, $P>0,86$). Ezzel szemben a varianciának az átlag alapján várható értékeitől való eltérései (reziduálisok) szignifikáns eltérést mutattak (Mann-Whitney U-statisztika=6,0, $N_1=12$, $N_2=15$, $P<0,0001$). A telepes madarak fertőzései

szignifikánsan kevésbé változatosak, mint azt a fertőzések átlagos abundanciája alapján várhatnánk.

Az egyes tetűfajok prevalenciája (%) szignifikánsan magasabb a telepesen költő gazdafajokon, mint a territoriálisan költő madarakon (Mann-Whitney U-statisztika=12,0, $N_1=11$, $N_2=15$, $P<0,0001$). A tapasztalati eloszlásokat legjobban közelítő negatív binomiális modell k kitevője, illetve a diszkrepancia index (D) szintén szignifikáns eltéréseket mutatott (Mann-Whitney U-statisztika=19,0, $N_1=12$, $N_2=15$, $P<0,0002$; Mann-Whitney U-statisztika=10,5, $N_1=9$, $N_2=13$, $P<0,001$), az eltérések iránya a territoriális madarak tetveinek nagyobb aggregáltságát jelezte.



6. ábra. Az abundancia varianciája az átlag függvényében (logaritmizált értékek). A telepes madarak tetű-fertőzőtségei kevésbé variábilisak, mint a territoriális költéssel jellemzett fajok fertőzései.

2.4.4. Megbeszélés

A gyakorisági eloszlás aggregált jellege közismert a parazita ökológiában. A variancia nagyobb volt az átlagnál az általunk vizsgált minden eloszlás esetében, ezek tehát mind aggregált eloszlások. Szokatlan viszont, hogy egy elterjedt vélekedéssel szemben nem minden tapasztalati eloszlás követte a negatív binomiális modell által jósolt alakot. A tetvek abundancia-varianciájának reziduálisai szignifi-

káns eltéréseket mutattak a különböző szocialitással jellemzett gazdafajok között, azt jelezve, hogy a territoriális fajokban a szubpopulációk mérete változatosabb.

A prevalencia alacsonyabb volta a territoriális fajokban nyilván összefügg az előző eredménnyel. Ennek értékét azonban korlátozza, hogy az alacsony prevalenciájú (<10%) fajokat eleve kizártuk a vizsgálatból.

Mind a negatív binomiális modell k exponense, mind pedig diszkrepancia index (D) az eloszlás aggregáltságának jellemzésére szolgál. Az előbbi értéke korrelált a gazdafaj szocialitásával, csak hogy egyes fajok tapasztalt eloszlása nem illeszkedett az elméleti modellhez, ráadásul az irodalomban közölt k értékek számításának módját gyakran metodikai zavarok is terhelik. Ezért az eredményeket fenntartásokkal kell fogadnunk. A diszkrepancia index (D) bevezetése idején heves vitákat gerjesztett (Ploeger 1994; 1996; Poulin 1995; 1996), de használata mégis előnyös, mert mentes a fenti problémáktól.

Elemzésünk hátránya, hogy a vizsgált fajok nem torzítatlanul reprezentálják a madarak osztályát. Mintánkban pl. az énekesek rendje alulreprezentált ($\chi^2 = 16,647$, sz.f.=1, $P < 0,0001$) (Sibley & Monroe 1990 adatai alapján). A filogenetikai kapcsolatokra való kontrollként komparatív eljárásokat nem alkalmazhattunk, hiszen a gazda-parazita eloszlások jellemzői a gazda-parazita fajpárok közös tulajdonságai, nem pedig csak a gazda, vagy csak a parazita tulajdonságai. Ezért filogenetikai kontroll céljára sem a gazda, sem a parazita törzsfák alkalmazása nem volna önmagában indokolt, a kétféle törzsfa hasonlósága pedig megkérdőjelezhető. Mindezek ellenére is eredményeink azt jelzik, hogy a tetvek eloszlásai aggregáltabbak, ezért prevalenciájuk alacsonyabb a territoriálisan költő gazdafajokon.

2.4.5. Kitekintés: egy hasonló gazda-parazita rendszer

A tolltetvek gazdapopuláción belüli gyakorisági eloszlásaihoz nagymértékben hasonló eloszlást mutat a *Carnus hemapterus* légyfaj is. Mindez azért figyelemre méltó, mert ez a faj egy olyan légy-génusz képviselője, melynek életmódja – madarak kültakarójában élő vérszívók – sok tekintetben másodlagos hasonlóságot mutat a tetvek életmódjával (Liker *et al.* 2001).

2.5. A madarak tetveinek abundanciája⁹

2.5.1. Bevezetés

Jelen fejezet célja a tolltetvek átlagos abundanciájának elemzése madárfajok közti összehasonlításban. Az átlagos abundancia a paraziták átlagos egyedszáma gazdaegyedenként, a nem-fertőzött egyedek nulla értékeinek is beleszámításával.

A Rothschild & Clay (1952) által említett anekdotikus információ szerint a nagytestű madárfajok több tetvet hordoznak, mint a kis énekesmadarak. Marshall (1981) esettanulmányokat összegzett annak alátámasztására, hogy a gazda testméret befolyásolja a tetvek, bolhák és élősködő legyek mennyiségét az emlősökön.

A gazda csoportos életmódját többször említették a tetvek mennyiségét befolyásoló tényezőként (Dubinin 1947, Blagoveshchensky 1959). Ezen belül a telepes költést is rutinszerűen említik a parazitiák által kifejtett szelekciós nyomást növelő tényezőként (pl. Mooers & Møller 1996). Ezzel szemben a 8 telepes madárfajról gyűjtött 12 tetűfaj átlagos abundanciája nem különbözött szignifikánsan a 7 territoriális madárfajról gyűjtött 15 tetűfaj átlagos abundanciájától (előző fejezet).

Dolgozatomban tehát a gazdafaj testméretének és szocialitásának a tetvesség átlagos abundanciájára gyakorolt esetleges hatásait elemzem. Szemben az előbb említett dolgozatokkal, a tetvesség átlagos abundanciája itt az azonos gazdaegyedeken élő különböző tetűfajok összesített egyedszámára vonatkozik. Ez gyakorlatilag azt jelenti, hogy az együtt előforduló különböző tetűpopulációkat egyetlen guild képviselőjének tekintem, és e guild mennyiségi viszonyait elemzem.

A közelrokon fajok gyakran nem az ökológiai kényszerek hatására ismételtelen kialakuló párhuzamos evolúciós események, hanem pusztán a rokonságból fakadó hasonlóság miatt mutatnak hasonló tulajdonságokat. Ezért félrevezető azok a statisztikai módszerek, amelyek a fajok tulajdonságait független eseményekként kezelik, hiszen a „törzsfajlódási tehetetlenségből” adódó hasonlóság két tulajdonság közti összefüggést okozhat minden adaptív ok nélkül is (Felsenstein 1985; Harvey & Pagel 1991). Így pl. a sejtmag nélküli vörösvérsejt és a szőrös kültakaró együttesen hiányzik vagy együttesen van jelen a mai gerinces fajokban. Hiba volna azonban azt gondolnunk, hogy ezek valamilyen élettani vagy ökológiai korlát miatt szükség-

⁹ Átirva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rózsa L. 1997a. Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*, **28**, 249-254.

szerűen csak együtt létezhetnek a gerincesekben. Egy adott gazdafaj jellemző parazita-együttesét is tekinthetjük a gazdafaj őseitől örökölt tulajdonságának (Walther *et al.* 1995; Poulin 1995; 1996). Ezért a tetvesség átlagos abundanciájának összefüggését a gazda testmérettel és szocialitással – a gazda törzsfára való kontrollként – standardizált lineáris kontrasztok (Felsenstein 1985) módszerével is elemzem.

2.5.2. Anyag és módszer

Az azonos gazdaegyeden élő lárva vagy imágó állapotú tetveket összefoglalóan tetű együttesnek nevezem. Ezek a tetű együttesek gyakran több fajból állnak. A madárfajokra jellemző átlagos egyedszámuk felderítése céljából irodalmi adatokat gyűjtöttem. Az adatgyűjtés a nyugat-palearktikus területek faunisztikai irodalmára korlátozódott. Olyan madárfajok adatait használtam fel, ahol a minta legalább 40 madáregyedből állt. E mesterséges határ meghúzása a véletlen „zaj” hatásának csökkentését szolgálta. A gyűjtők viszonylag hasonló hagyományos gyűjtési eljárásokat alkalmaztak; tehát az élve befogott vagy lőtt madarak tollzatában szabad szemmel kutatva, csipesszel gyűjtötték a tetveket. Fiókákra vonatkozó fertőzöttségi adatok nem szerepeltek. Az átlagos abundancia értékét $\log(x+1)$ transzformáltam. A testtömeg adatok Dunning (1993) könyvéből származnak, ezeket $\log(x)$ transzformáltam. A gazdafajok szocialitását az alábbi rangszámokkal jellemeztem.

- 1: sem telepes költést, sem a költési időn kívüli rendszeres csoportos életmódot nem mutatnak (családi kötelékek vagy laza ideiglenes csoportosulások előfordulhatnak);
- 2: jellemzően csoportos madarak, melyek territórialisan költenek, vagy jellemzően telepesen költő madarak melyek nem csoportosulnak rendszeresen a költési időn kívül, vagy fakultatív telepes madarak a költési időn kívül mérsékelt csoportosulási hajlammal;
- 3: jellemzően telepesen költő és a költési időn kívül is csoportokban élő madárfajok.

A madarak szociális viselkedésének szóbeli leírását nehéz számszerűsíteni, bizonytalan esetekben néhol köztes rangszámokat (1,5 vagy 2,5) alkalmaztam. A szocialitás rangszámokat Cramp (1984; 1985; 1988), valamint Cramp & Perrins

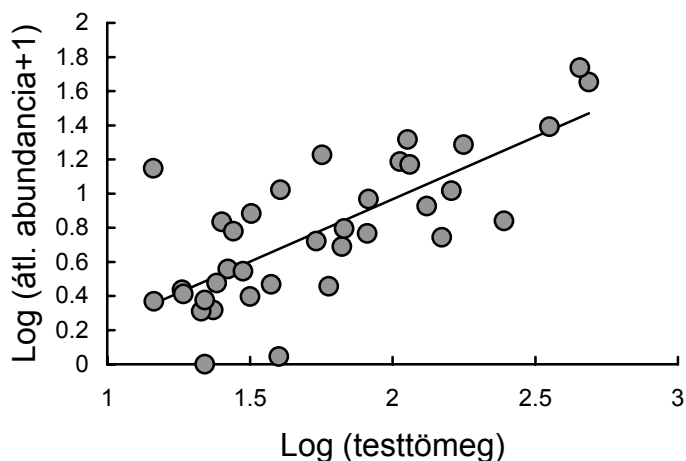
(1993; 1994a; 1994b) kézikönyveinek leírásai alapján állítottam össze. Az adatokat a IV. táblázat összegzi.

Az első lépésben a fajok adatait független statisztikai eseményeknek tekintettem. E megközelítés gyakorlatilag azt a véleményt tükrözi, hogy a tetvesség abundanciája a gazdafaj annyira képlékeny, gyorsan változó tulajdonsága, hogy „törzsfajlódási tehetetlenség” nem befolyásolja megfigyelt értékeit. A gazdafaj testtömegének és a tetvesség abundanciájának kapcsolatát lineáris regresszióval elemeztem. Az így leírt lineáris modell (lásd később) alapján a tetvesség várható és tapasztalt értéke közti különbségeket; azaz reziduálisokat számítottam. A madarak szocialitásának rangszáma és e reziduálisok között Spearman-féle rangkorrelációval kerestem összefüggést.

Második lépésben filogenetikai kontrollt alkalmaztam. E célra a Sibley & Monroe (1990) -féle taxonómiát egy leegyszerűsített törzsfaként értelmeztem. (Ez megfelel a szerzők eredeti céljainak, hiszen ezt a taxonómiát kifejezetten a molekuláris genetikai hasonlóságok / különbségek kifejezésére alkották.) Ezt a törzsfát alkalmaztam a filogenetikai kontroll során, melyet a CAIC (Purvis & Rambaut 1994; 1995) program segítségével végeztem. Ez a program független filogenetikai kontrasztokat állít elő a törzsfa elágazási pontjaira. Ezek a független különbségek (lineáris kontrasztok) az elágazási pontokból induló ikerágak tulajdonságai közti különbségeket írják le. Az origón át vezetett lineáris regresszió (Purvis & Rambaut 1994; 1995) szignifikáns összefüggést tárt fel a gazdafaj logaritmizált testtömege és a tetvesség $\log(x+1)$ transzformált átlagos abundanciája között (lásd alább). Az így nyert modell segítségével számítottam az abundancia kontrasztjainak reziduálisait (a tapasztalati értékek eltérése a várható értékektől). E reziduálisok és a szocialitási rangokból számított kontrasztok között Spearman-féle rang-korrelációval kerestem kapcsolatot. A statisztikai számításokat InStat 2.01 programmal végeztem.

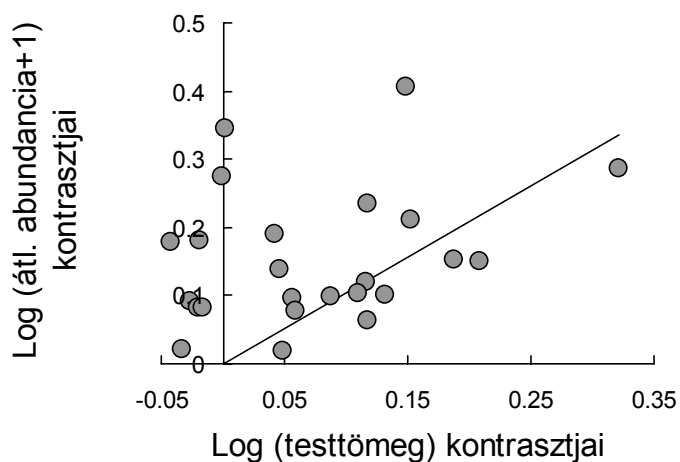
2.5.3. Eredmények és megbeszélés

A $\log(x+1)$ transzformált tetű-abundancia értékek a $\log(x)$ madár-testtömeg lineáris függvényként írhatók le (lineáris regresszió, $r=0,745$, $F=42,499$, sz.f.=35, $P<0,0001$). A regressziós egyenes ($y=0,73 \cdot x - 0,50$) alapján számított reziduálisok azonban nem mutattak szignifikáns kapcsolatot a gazdafaj szocialitásának rangszámaival ($r_s=0,283$, $p>0,09$, $N=36$).



7. ábra. Madárfajok testtömege és tetűességük átlagos szintje közti összefüggés. Az azonos madárfajon előforduló különböző tetűfajokat egyazon ökológiai guild tagjainak tekintettem, és abundancia értékeiket összeadtam (ezzel a tetűfajok közti különbségeket elhanyagoltam).

A 36 madárfaj rokonsági kapcsolatait egy 24 elágazási pontot tartalmazó leegyszerűsített törzsfa mentén ábrázoltam. E törzsfa segítségével szignifikáns pozitív kapcsolatot találtam a testtömeg kontrasztok és a tetű-abundancia kontrasztok között (lineáris regresszió az origón keresztül, $t=4,249$, sz.f.=23, $P<0,001$). A regressziós egyenes ($y=1,04 \cdot x+0,00$) alapján kiszámítottam az abundancia várható értékeit, melyeket kivontam a tapasztalati értékekből, hogy megkapjam a reziduálisokat. A gazdafaj szocialitásának rangszámaiból számított kontrasztok nem mutattak összefüggést e reziduálisokkal ($r_s=0,019$, $p>0,92$, $N=24$).



8. ábra. Az előző ábrán illusztrált összefüggés a madárfajok átlagos testtömege és átlagos tetű-abundanciája között, filogenetikai kontroll után.

A közelrokon gazdafajok parazita együtteseiket közös őseiktől örökölték, és ez hasonlóságukat részben magyarázhatja. Egyes parazitafajok kihalása vagy mások újként való megjelenése e közösségeket persze módosítja, de mindez ez talán elég lassú folyamat ahhoz, hogy az együttes egésze evolúciós távon is viszonylag stabil maradjon. Ezért a parazita közösség a gazda tulajdonságaként elemezhető (Poulin 1995; 1996). Ez a feltevés azonban nem volna alkalmazható gazda-parazita fajpárok elemzése esetében.

Az anekdotikus ismerteket megerősítve szignifikáns pozitív kapcsolatot találtam a gazdafajok átlagos testmérete és tetvességük átlagos abundanciája között. E kapcsolat nem a fajspecifikus parazita-együttesek „törzsfajlódási tehetetlensége” által okozott műtermék, hanem a törzsfán egymástól függetlenül újra meg újra megjelenő összerendezett változások következménye. Három alternatív hipotézis magyarázhatja e jelenséget:

(1) A gazdaegyedeket tekinthetjük a paraziták megtelepedésére alkalmas habitat-szigeteknek (ezzel szemben lásd Kuris *et al.* 1980). Nagyobb habitat-szigeten több parazita egyed előfordulása várható.

(2) A tetvek populációnövekedését nagymértékben a madarak tollászkodása és vakaródzása korlátozza (Clayton 1991b). Az ektoparaziták a testfelszín egyes topográfiai régióit mint refúgiumot aknázzák ki, hogy a gazda mechanikai védelmét elkerüljék (Kethley & Johnston 1975). A nagyobb gazdafajok talán több és többféle refúgiumot nyújtanak bonyolultabb szerkezetű tollazatukban, tehát a tetvek szempontjából a habitat-diverzitás itt nagyobb, mint a kisebb madarakon.

(3) Végül a madárfajok testmérete összefügg a várható élettartamukkal (Gill 1990). A gazdaegyed hosszabb élettartama előnyös lehet a kevésbé virulens parazitáknak, mert számukra a továbbfertőzés esélye a populációnövekedést korlátozó tényező (Ewald 1994). A kistestű madarak tetveinek gyakrabban kell újabb és újabb gazdaegyedeket fertőzni, miközben mortalitásuk vélhetően nagyobb, mint életük más szakaszaiban.

Jelenlegi eredményeink nem kielégítőek annak eldöntésére, hogy a fenti hipotézisek közül mely vagy melyek tükrözik az itt leírt jelenség ok-okozati hátterét. Mindenesetre e hipotézisek nem egymást kizáró jellegűek.

Madarak tollatkáiról mások által publikált (Behnke *et al.* 1995) adatokat elemelve azt is sikerült kimutatni, hogy ez a jelenség más ragályos ektoparazita csoportban is előfordul. Filogenetikai kontroll után a tollatkák (Acari:

Proctophyllodidae) abundanciája is a gazdafaj testtömegének függvényében változik (Rózsa 1997b).

Korábbi anekdotikus ismeretekkel szemben (Dubinin 1947, Blagoveshchensky 1959) a gazdamadarak szocialitása nem bizonyult a tetvek mennyiségét befolyásoló tényezőnek. Mindez ellentmond annak a széles körben elterjedt nézetnek, hogy a gazda szociális életmódja szükségképpen növeli az ektoparaziták mennyiségét. Ez az összefüggés tehát nem minden ektoparazita csoport esetében igazolható.

Eddigi ismereteink szerint tehát a tetvek szubpopulációi nem népesebbek a telepesen költő, mint a territoriálisan költő madárfajokon, talán a tetvek elleni védekezési módok alapvetően hasonló módja miatt. E téren tehát a telepes költési mód nem jár többletköltségekkel a madarak számára, szemben más ektoparazitákkal (kullancsok, bolhák és poloskák), melyek esetében ezt kimutatták. A tetvek esetében ez talán éppen ellenkezőleg valósul meg.

Ha a tetvek – és az általuk okozott károsodások – mennyisége a telepes és territoriális madarak között hasonló, de az utóbbi csoportban változatosabb eloszlást mutat, akkor azt kell feltételeznünk, hogy inkább a territoriális gazdafajokban, alacsonyabb prevalencia mellett fejthetnek ki erősebb szelekciós nyomást gazdafajaikra. Ennek tükrében ironikus, hogy már a mi saját idevágó eredményeinket is interpretálták – tévesen – oly módon, mintha azok a telepes madarakra ható nagyobb parazita-eredetű szelekciós nyomás bizonyítékai volnának (Krause & Ruxton 2002).

2.6. A madarak tetveinek taxonómiai diverzitása¹⁰

2.6.1. Bevezetés

A paraziták az élővilág teljes fajgazdagságának tekintélyes hányadát adják (Price 1980; Poulin & Morand 2004). Ez a feltűnő fajgazdagság nyilván tudományos magyarázatot kíván. E magyarázat része, hogy a paraziták definíció szerint táplálékforrásaikat élőlényekből – a gazdából – szerzik, és a gazdafajok evolúciójuk során különféle védelmi rendszereket fejlesztettek, hogy megóvják testüket az élősködőktől. Ez lehet viselkedési védelem, mint pl. a fertőzések elkerülése, mechanikai védelem, mint pl. a tollászkodás és vakaródzás, vagy élettani védelem, mint pl. a láz és az immunválasz (pl. Hart 1990; 1997; Klein 1990; Wakelin 1996). A különböző védekezési módok a fertőzés különböző szakaszaiban hatnak, és részben kiegészítő hatásúak lehetnek, hiszen az egyik védekezési módba való nagyobb energia- és tápanyag-befektetés csökkenti a másik módba való befektetés szükségét. A parazita fajgazdagság egyik mozgatója nyilván a gazda-parazita koevolúciós folyamat; a paraziták általi kizsákmányolást a gazdafaj védelmének evolúciós erősödése követi, majd ezt a paraziták általi újfajta kizsákmányolási módok megjelenése stb. Amint a gazda védekezési módok egyre hatékonyabbakká válnak, úgy az élősködők is egyre specializáltabbak lesznek, adaptálódnak valamely speciális védekezési mód kijátszására. Így a sok faj részvételével zajló koevolúciós hálózatokat felváltja a kettő (vagy alig néhány) faj közti koevolúció (Thompson 1994). Várható tehát, hogy a gazdafaj védelmi képességének szintje összefüggést mutasson a parazita specializációval, és végső soron a parazita fajképződéssel.

Számos olyan tényező ismert, mely befolyásolja a madarak élősködőinek fajgazdagságát, így pl. a gazdafaj testmérete, área mérete, filogenetikai kapcsolatai és a rá jellemző habitat (áttekintésül Gregory 1997). Ezen belül azonban a tolltetvek fajgazdagságát meghatározó tényezőkről már jóval kevesebbet tudunk. Anekdotikus ismeretek szerint a nagyobb testű madárfajokon több tetűfaj él (Rothschild & Clay 1952). A gazdapopulációk méretében bekövetkezett múltbeli beszűkülések tartósan csökkentik a tetvek fajgazdagságát (Rózsa 1993a; Paterson *et al.* 1999). Clayton & Walther (2001) kölcsönhatást mutatott ki a csőr hegyének szerkezete és a tetvek

¹⁰ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Møller, A. P. & Rózsa, L. 2005. Parasite biodiversity and host defenses: Chewing lice and immune response of their avian hosts. *Oecologia*, **142**, 169-176.

abundanciája között. Mivel a csőrrel való tollázkodás a madarak tetvek elleni védelmének fontos eleme (Clayton 1991b), ez az eredmény azt sugallja, hogy a védelem mértéke befolyásolhatja a fertőzöttség egyes mérőszámait.

Ebből kiindulva azt vizsgáltuk, hogy a tolltetű taxonómiai változatosság és abundancia evolúciója során együtt változik-e a gazda védekezésének egy másik aspektusával, az immunológiai védelemmel. E célra a madarakon előforduló két tetű rendet (*Ischnocera* és *Amblycera*) külön elemeztük. Az *Ischnocera* fajok főként a tollak felületén élnek és a tollazat piherétegét rágják, a madár élő szöveteivel alig érintkeznek. Ezzel szemben az *Amblycera* fajok gyakran közvetlenül a bőrön élnek, hámtörmelékkel és váladékokkal táplálkoznak, illetve a fejlődő tollcsévéket megrágva vérhez is jutnak. Egyik családjuk (*Ricinidae*) kifejezetten vérszívó. Köztigazdái lehetnek a madarak mikrofiláriáinak, ami a vérrel való táplálkozás gyakoriságára utal (Cohen *et al.* 1991), és ami az *Ischnocera* tetvek között kivételesen ritka (Barlett 1993). Ebből kiindulva várható, hogy az *Amblycera* fertőzések a gazda immunválaszának mértékével összerendezett módon evolválódjanak, míg az *Ischnocera* fajok fertőzései attól függetlenül. Az immunválasz mértékéül a T-sejtes immunválasz egy standard mértékét használtuk. Ez az azonos korú fiókák bőre alá juttatott, számukra új mitogén (phytohemagglutinin) hatására megjelenő gyulladás méretén alapszik (ezért mm-ben fejezzük ki). Korábbi elemzések kimutatták, hogy a fertőzések miatt nagy fióka-halandóságot mutató fajokban hevesebb sejtes immunválasz mérhető, mint a kisebb fióka-halandóságú fajokban (Martin *et al.* 2001). A T-sejtes immunválasz így mért mértéke a madarak túlélési rátáival is jó összefüggést mutatott (Møller & Saino 2004). Az immunvédelem a gazdapopulációt lokálisan érő fertőzések hatására evolválódik, tehát célszerű lenne a populációk fertőzöttségét és immunválasz-készségét azonos földrajzi helyeken mérnünk. Csakhogy az egyazon fajba tartozó populációk T-sejtes immunválasz mértékei igen hasonlóak (Møller *et al.* 2003), kis fajon belüli, de nagy fajok közti különbségeket mutatva. Mindez talán azért van, mert a fertőzések általi szelekciós nyomást nagymértékben a gazdafajok életmódja határozza meg (pl. Møller & Erritzøe 1996; Møller *et al.* 2001). Ezért indokolt általános (nem lokális) mértékeket használnunk az egyes madárfajok fertőzöttségének jellemzésére.

Jelen dolgozatban az egyes madárfajok *Amblycera* és *Ischnocera* fertőzéseinek átlagos abundanciáját és taxonómiai változatosságát elemezzük. Ezek

a mérőszámok egymástól nem teljesen függetlenek, a nagyobb fajgazdagságú fertőzések abundanciája is nagyobb (Clayton & Walther 2001).

2.6.2. Anyag és módszer

A vizsgálatba minden olyan fajt bevontunk, amelynek T-sejtes immunválasz mértékéről adatot közöltek 2003 végéig (Casto *et al.* 2001; Ewenson *et al.* 2001; Hoi-Leitner *et al.* 2001; Johnsen *et al.* 2000; Smits *et al.* 1999; Soler *et al.* 1999; Tella *et al.* 2000; Tella *et al.* 2002), illetve amelyről A. P. Møller és szerzőtársai saját adatokat gyűjtöttek (Blount *et al.* 2003). A T-sejtes immunválasz adatok mérésének részletes metodikái és a terepmunka adatai hivatkozott cikkünkben található (előző oldal lábjegyzet: Møller & Rózsa 2005). Csak a fészeklakó fajok adatait elemeztük, mert a fészekahagyók fiókáinak egyedfejlődése – és ezen belül az immunrendszerük fejlődése – alapvetően különbözik azok fejlődésétől.

Egy-utas ANOVA-val elemezve a fajok között igen szignifikáns, konzisztens különbségeket találtunk a fiókakori sejtes immunválasz mértékében (a variancia 63,4%-a a fajok közti variabilitásból adódik: $F = 18,55$, sz.f. = 41, 371, $P < 0,001$, Møller *et al.* 2003). Eszerint a sejtes immunválasz mértékében mutatkozó változatosság zömét a fajok közti különbségek adják. Azon 18 faj esetében, ahol spanyol és dán adatokkal egyaránt rendelkezünk, szintén szignifikánsan nagyobb a fajok közti, mint alfajon belüli változatosság (a sejtes immunválasz varianciájának 82,7% a fajok közt tapasztalt variabilitás: egy-utas ANOVA: $F = 11,94$, sz.f. = 17, 18, $P < 0,001$, Møller *et al.* 2003). A fiókákat egyedfejlődésük standard szakaszában vizsgáltuk (a fiókakor 2/3-a táján), nem pedig azonos abszolút életkoruk idején. Ez biztosítja, hogy a különböző fajokra vonatkozó adataink az egyedfejlődés azonos szakaszára vonatkozzanak.

Az immunológiai válaszkészség alaposabb elemzése természetesen a T- és a B-sejtes, valamint a humorális immunválasz mértékét egyaránt igényelné (National Research Council 1992), erre azonban a jelen dolgozatban alkalmazott terepmunkák során nem volt lehetőség.

A két rend átlagos abundanciája az azonos rendbe tartozó fajok egyedszámainak összegére vonatkozik. Ez a megközelítés azt jelenti, hogy az egyes rendeket külön guildeknek tekintjük, és nem az egyes fajok, hanem e guildek mennyiségeit elemezzük. Az átlagos abundancia várható értékét a mintaelemszám nem torzíja valamely irányba, de az alacsony mintaelemszám jelentősen növeli a

becslés mögötti véletlen „zajt” (Rózsa *et al.* 2000). Ennek csökkentésére csak azon fajok adatait használtuk fel, ahol a mintaelemszám 35 (mesterséges határ) vagy több egyed. Összesen 23 madárfaj fertőzöttségéről gyűjtöttünk adatokat Balát (1966), Blagoveshchensky (1951), Cerny (1970), Fowler & Williams (1985), Lee & Clayton (1995), Rózsa (1990), Rózsa *et al.* (1996), valamint Shumilo & Lunkashu (1972) műveiből.

Az ökológiában a taxonómiai változatosságot leggyakrabban a fajok számával mérik, esetünkben azonban ez nem célszerű. A különösen nagy földrajzi áréával bíró madárfajokon gyakran több, azonos génuszba tartozó tetű is él, melyek a madár áréáján belüli kisebb, allopatrikus áréákban fordulnak elő. Ezért a nagy elterjedésű madárfajokról ismert tetűfajok száma túlbecsüli azt a tetű fajgazdagságot, amivel egy-egy populációjuk valójában együtt él (Clay 1964). Ezért úgy döntöttünk, az Amblycera és Ischnocera tetvek taxonómiai változatosságának mértékéül a génuszok számát választjuk. A génusz-gazdagság adatok 80 madárfajra vonatkoznak, és valamennyit Price *et al.* (2003); Hackmann (1994); illetve Burley *et al.* (1991) munkából gyűjtöttük.

Szemben az átlagos abundanciával, az adott gazdafajról ismert tetvek taxonómiai változatossága a kutatottság intenzitásának is függvénye (Gregory 1990; Walther *et al.* 1995). Ezért megpróbáltuk becsülni az egyes madárfajok parazitológiai kutatottságának mértékét. E célból a Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI) adatbázisban kerestünk olyan cikkeket, melyek címe vagy absztraktja tartalmazza a gazda latin nevét és a „parasit*”, „pathogen*”, „helminth*”, „mite*”, „louse”, „lice” szavak egyikét (ahol a „*” csonkolási jel). A keresés az 1984 januárjától 2002 januárjáig terjedő időszakra korlátozódott. A találatok száma, melyet a kutatottság intenzitásának becsléséül használtunk, gazdafajonként 0-tól 72-ig terjedt.

A gazdafajok testtömegét Dunning (1993) könyvéből, illetve saját terepi méréseink alapján határoztuk meg.

A tetvek abundanciájára és génusz-gazdagságára, valamint T-sejtes immunválasz a fiókakori illetve kifejlett-kori mértékére vonatkozó adatok nem minden madárfajra voltak adottak, ezért a minta-elemszám az egyes elemzésekben különböző. Az abundancia, a sejtes immunválasz, valamint a testtömeg adatokat \log_{10} -transzformáltuk, illetve a kutatottság intenzitását $\log_{10}(x + 1)$ -transzformáltuk

hogy a normális eloszlástól szignifikánsan nem különböző eloszlásokat nyerjünk. A szignifikancia szint 5%. A közölt értékek átlagok (SE).

A log-transzformált testtömeg kovariánsként való felhasználása statisztikai kontrollt biztosít a sejtes immunválasz mértéke és a testtömeg közti allometrikus összefüggésre.

Fajok közti összehasonlításban a tulajdonságok mértékei nem „független események” mert a konvergens evolúció okozta hasonlóság keveredik a filogenetikai rokonság miatti hasonlóság eseteivel. Erre való kontrollként Felsenstein (1985) munkáját követve nem a fajonkénti értékekkel, hanem a törzsfa ikerágai közti különbségekkel, a független filogenetikai kontrasztokkal számoltunk (lásd előző fejezet).

A vizsgált madárfajok rokonsági viszonyait ábrázoló törzsfát Sibley & Ahlquist (1990); Barker *et al.* (2001); Badyaev (1997); Blondel *et al.* (1996); Cibois & Pasquet (1999); Leisler *et al.* (1997); Martin & Clobert (1996); Møller *et al.* (2001); Sheldon & Winkler (1993); valamint Seibold & Helbig (1995) nyomán állítottuk össze.

A CAIC (Purvis & Rambaut 1994; 1995) szoftvert használtuk a független filogenetikai kontrasztok számítására. A törzsfa ághosszait egyenlőnek tekintettük (de az ághosszakat figyelembe véve és egy graduális evolúciós modellt feltételezve is az itt közölthöz hasonló eredményeket kaptunk). A statisztikai hipotézisek előfeltételeinek teljesülését a standardizált kontrasztok és hozzájuk tartozó szórás közti regresszióval teszteltük (Garland *et al.* 1992). Az eredmények – Bonferroni korrekció után – az előfeltételek teljesülését jelezték. Az eredmények robusztus voltának tesztelésére eltávolítottuk az extrém értékeket, de ez dolgozatunk konklúziót nem befolyásolta. A kontrasztokat az origón át vezetett lineáris regresszióval elemeztük (Purvis & Rambaut 1994; 1995).

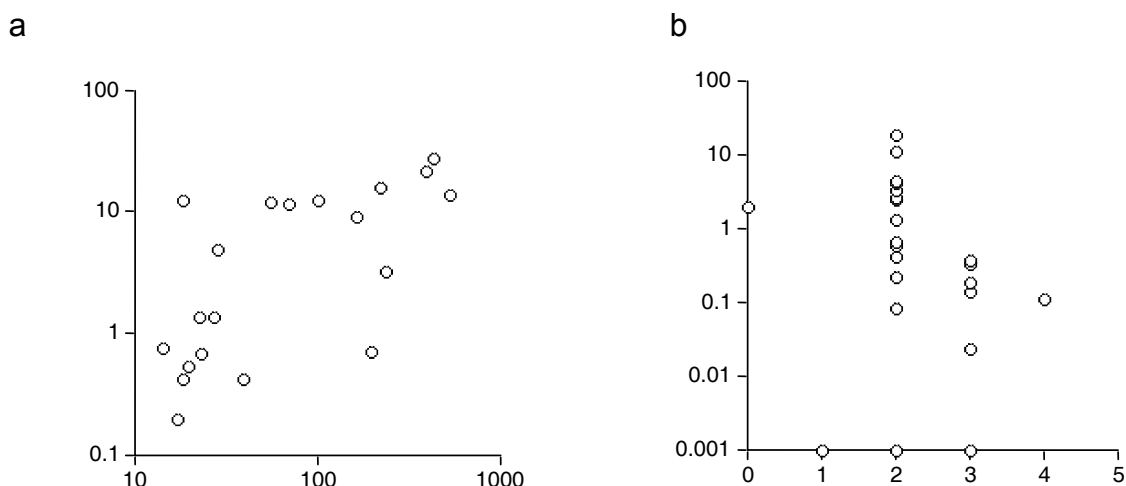
2.6.3. Eredmények

Az Amblycera és Ischnocera fertőzések leíró statisztikáit az V. táblázat foglalja össze. Az Amblycera tetvek abundanciája közel háromszorosan múlta felül az Ischnocera fajok abundanciáját. A legtöbb madárfaj nagyon kevés tetű génuszt hordoz, a génusz-gazdagság mediánja mindkét alrendben 2. Az Amblycera és Ischnocera génuszok madárfajonkénti száma közt pozitív összefüggés volt (Pearson $r = 0,367$, $t = 3,490$, sz.f. = 78, $P = 0,0008$), amely a független filogenetikai kontrasztokat alkalmazva is szignifikáns maradt ($F = 7,422$, sz.f. = 1,77, $r^2 = 0,09$, P

= 0,008). Az extrém értékek (melyek meghaladták $\pm 1,96$ szórást) kizárása sem változtatott ezen ($F = 5,144$, sz.f. = 1,72, $r^2 = 0,07$, $P = 0,03$). Az Amblycera és Ischnocera tetvek átlagos abundanciája gazdafajok között elemezve pozitív kapcsolatot mutatott (Pearson $r = 0,639$, $t = 3,811$, sz.f. = 21, $P = 0,001$; filogenetikai kontrasztok: $F = 5,564$, sz.f. = 1,21, $r^2 = 0,21$, $P = 0,03$). Az extrém értékek ($\pm 1,96$ SD) kizárása nem változtatott ezen ($F = 21,704$, sz.f. = 1,19, $r^2 = 0,53$, $P = 0,0002$).

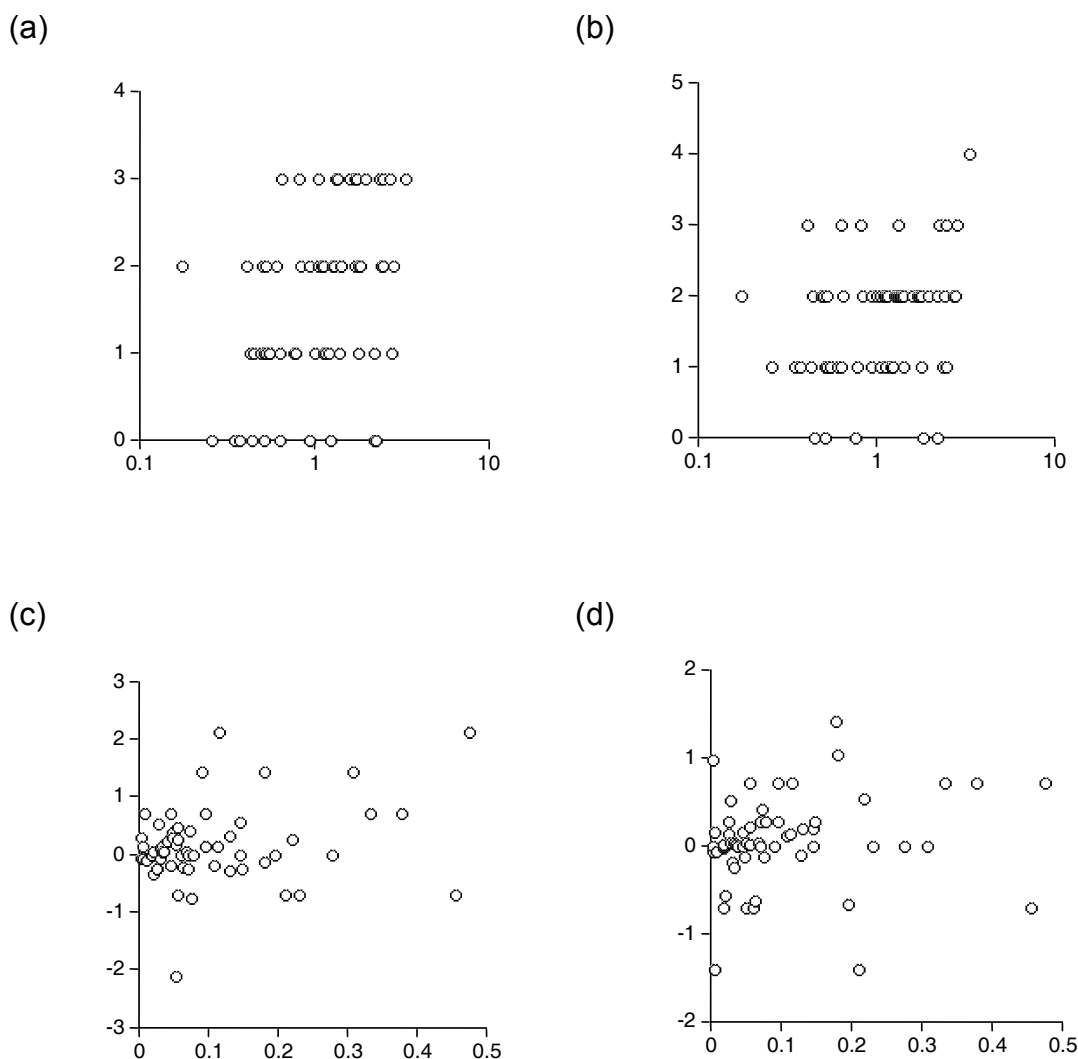
Az Amblycera és Ischnocera génuszok száma csak gyenge összefüggést mutatott a kutatottság intenzitásával, ez a génusz-gazdagság varianciájának maximum 13%-át magyarázta (Amblycera: Pearson $r = 0,354$, $t = 3,348$, sz.f. = 78, $P = 0,001$; Ischnocera: Pearson $r = 0,344$, $t = 3,238$, sz.f. = 78, $P = 0,002$).

Az Ischnocera átlagos abundancia nem függött Ischnocera génusz-gazdagság értékétől (kontrollálva a gazda testméretre, kutatottság intenzitására és a minta-elemszámra: Pearson $r = -0,085$, $t = 0,498$, sz.f. = 21, $P = 0,625$), és ezt kaptuk a filogenetikai kontrasztokat alkalmazva is ($F = 5,049$, sz.f. = 4,18, $r^2 = 0,53$, $P = 0,007$). Az Amblycera génusz-gazdagságot további változóként bevonva olyan lépésenkénti lineáris regressziós modellt kaptunk melyben mindössze a gazda testméret volt az Ischnocera abundancia szignifikáns prediktora (9a. ábra; kontrasztokat alkalmazva: $F = 19,719$, sz.f. = 1,21, $r^2 = 0,48$, $P = 0,0002$, meredekség (S. E.) = 1,320 (0,297)). Az Amblycera fajok átlagos abundanciája nem függött össze génusz-gazdagságukkal (kontrollálva a gazda testméretre, kutatottság intenzitására és a minta-elemszámra: Pearson $r = -0,202$, $t = 1,049$, sz.f. = 21, $P = 0,308$), és ezt kaptuk a filogenetikai kontrasztokat alkalmazva is ($F = 1,993$, sz.f. = 4,18, $r^2 = 0,31$, $P = 0,139$). Az Ischnocera génusz-gazdagságot újabb változóként bevonva a modellbe olyan lineáris regressziós modellt kaptunk, melyben az Ischnocera génusz-gazdagság és a gazda testméret voltak Amblycera abundancia prediktorai (9b. ábra; kontrasztokra alapozva: $F = 4,470$, sz.f. = 5,17, $r^2 = 0,57$, $P = 0,009$, Ischnocera génusz-gazdagság: meredekség (S. E.) = -0,297 (0,093), $t = 3,204$, $P = 0,0052$; testtömeg: meredekség (S. E.) = 0,991 (0,309), $t = 3,209$, $P = 0,005$).



9. ábra. (a) *Ischnocera* átlagos abundancia értékek a gazdafaj testtömegének függvényében; (b) *Amblycera* átlagos abundancia értékek az *Ischnocera* génusz-gazdagság függvényében. Minden adatpont egy gazdafajt jelképez. Az y tengelyek és az (a) ábra x-tengelye logaritmizált.

Az *Amblycera* génusz-gazdagság pozitív összefüggést mutatott a fiókakori T-sejtes immunválasz mértékével (Fig. 2a; $F = 12,364$, sz.f. = 1,56, $r^2 = 0,181$, $P = 0,0009$, meredekség (S. E.) = 1,604 (0,456)), míg az *Ischnocera* fajok esetén nem volt ilyen összefüggés (Fig. 2b; $F = 1,525$, sz.f. = 1,56, $r^2 = 0,027$, $P = 0,222$). Filogenetikai kontrasztokat alkalmazva hasonló eredményeket kaptunk (*Amblycera*, 10c. ábra; lineáris regresszió: $F = 13,296$, sz.f. = 1,55, $r^2 = 0,180$, $P = 0,0006$, meredekség (S. E.) = 2,371 (0,650)). Ez nem egyes kiugró értékek által okozott műtermék, hiszen rangskálát alkalmazva hasonló eredményt kaptunk. Az *Amblycera* génusz-gazdagság egy extrém értékének (10c. ábra, balra lent) kizárása csak erősíti az összefüggést ($F = 15,544$, sz.f. = 1,54, $r^2 = 0,224$, $P = 0,0002$, meredekség (S. E.) = 2,451(0,622)). Hasonlóképp, az *Ischnocera* génusz-gazdagság és a fiókakori T-sejtes immunválasz közti szignifikáns kapcsolat hiányát megerősítette a lineáris kontrasztokra alapozott elemzés is (10d. ábra; lineáris regresszió az origón át: $F = 0,013$, sz.f. = 1,55, $r^2 = 0,000$, $P = 0,910$).



10. ábra. Az *Amblycera* (a) és az *Ischnocera* (b) génusz-gazdagság a gazdafaj fiókakori T-sejtes immunválaszának (mm) függvényében. Filogenetikai kontrasztok ugyanezen tulajdonságokra az *Amblycera* (c) és az *Ischnocera* (d) fajok estében. Az x tengelyeken logaritmizált értékek.

A tulajdonságok kontrasztjaira alapozott többszörös lineáris regressziós modellbe a kutatottság mértékét, az immunválasz adatok eredetét (vadon vagy fogságban élő madarakon mért adatok), és a gazdafaj testtömegét is bevettük további változóknak. Az *Amblycera* fertőzések esetében a génusz-gazdagság modellje szignifikáns ($F = 9,783$, sz.f. = 3,57, $r^2 = 0,340$, $P < 0,0001$). Az *Amblycera* génusz-gazdagság szignifikáns pozitív kapcsolatot mutatott a fiókakori T-sejtes immunválasszal (meredekség (S. E.) = 1,153 (0,490), $t = 2,352$, $P = 0,02$). Hasonlóképp az *Ischnocera* génusz-gazdagság teljes többszörös regressziós

modellje is szignifikáns ($F = 4,916$, sz.f. = 3,57, $r^2 = 0,206$, $P = 0,004$), csak hogy a génusz-gazdagság nincs szignifikáns kapcsolatban a T-sejtes immunválasszal (meredekség (S. E.) = 0,449 (0,410), $t = 1,093$, $P = 0,279$). Az Amblycera fertőzések génusz-gazdagsága tehát nő a fiókakori T-sejtes immunválassz mértékével, míg az Ischnocera fertőzések esetében nincs ilyen összefüggés.

Habár a fiókakori és a kifejlett-kori T-sejtes immunválassz mértéke pozitív összefüggést mutatott (Pearson $r = 0,595$, $t = 4,059$, sz.f. = 30, $P = 0,003$), a kor-specifikus különbségek hatásának tisztázására többszörös lineáris regressziós modelleket alkottunk a génusz-gazdagság (mint függő változó) valamint a fiókakori és a kifejlettkori T-sejtes immunválassz (mint független változók) filogenetikai kontrasztjai között. Az Amblycera fertőzések esetére a teljes regressziós modell statisztikailag szignifikáns (lineáris regresszió az origón keresztül: $F = 5,535$, sz.f. = 4,40, $r^2 = 0,352$, $P = 0,001$). Az Amblycera génusz-gazdagság szignifikáns pozitív kapcsolatot mutatott a fiókakori T-sejtes immunválasszal (10c. ábra; meredekség (S. E.) = 1,211 (0,618), $t = 1,997$, $P = 0,04$), míg a kifejlett-kori immunválasszal való kapcsolata nem volt szignifikáns (meredekség (S. E.) = -0,724 (0,803), $t = 0,901$, $P = 0,373$). E kapcsolatot nem egyes kiugró extrém értékek hozták létre, hiszen rangskálát alkalmazva nagyon hasonló eredményt kaptunk. A génusz-gazdagság extrém kiugró értékének kizárása nem befolyásolja a kapcsolatot ($F = 3,010$, sz.f. = 4,39, $r^2 = 0,236$, $P = 0,003$). Az Ischnocera fertőzések esetében a génusz-gazdagság nem mutatott kapcsolatot a fiókakori T-sejtes immunválasszal (meredekség (S. E.) = -0,172 (0,450), $t = 0,383$, $P = 0,704$), illetve az kifejlett-kori T-sejtes immunválasszal sem (meredekség (S. E.) = 0,323 (0,578), $t = 0,559$, $P = 0,612$). Az Amblycera fertőzések génusz-gazdagsága és az immunválassz-készség közti kapcsolat tehát csak a fiókakori immunválassz értékek esetében kimutatható, míg az Ischnocera fertőzések gazdagsága a madár egyik életkorában mért immunológiai válaszkészségével sem függött össze.

2.6.4. Megbeszélés

A vizsgált madárfajokat filogenetikai törzsfa mentén ábrázolva azt kaptuk, hogy az Amblycera fertőzéseik génusz-gazdagsága a fiókakori T-sejtes immunválassz készségének növekedésével összerendezett módon változik. Az Ischnocera fertőzések esetén nem volt ilyen tendencia. Legjobb tudásunk szerint ez az első olyan eredmény, amely kapcsolatot mutat a madarak Amblycera fertőzései és az

immunrendszerük működésének intenzitása között. Mindez azt sugallja, hogy a madarak immunvédelem által (is) korlátozzák *Amblycera* fertőzéseiket. Szintén ez az első olyan eredmény, mely kapcsolatot mutat egy élősködő csoport taxonómiai változatossága és a gazda védekezésének intenzitása között. Vizsgálatunkban az *Ischnocera* tetvek egyfajta természetes kontrollcsoportként szolgáltak, mert ennek fajai jellemzően nem érintkeznek a gazda élő szöveteivel. Ezért, amint az várható is volt, esetükben nem találtunk a génusz-gazdagság és a T-sejtes immunválasz mértéke közti kapcsolatra utaló jeleket. Feltételezhetjük, hogy az *Amblycera* génusz-gazdagság és a gazda T-sejtes immunválasz közti kapcsolat közvetlen kölcsönhatás terméke, és nem valamely általunk nem vizsgált tényező által közvetített hatás (műtermék). Ebben az esetben az ok-okozati kapcsolatnak kétféle iránya képzelhető el. Lehetséges, hogy a nagy génusz-gazdagság a gazdafajokat a T-sejtes immunválasz mértékének növelésére szelektálja. Csakhogy egy ellentétes irányú kapcsolat is lehetséges, vagyis, hogy a gazda magasabb immunológiai válaszkészsége *Amblycera* tetveket fokozottabb specializációra szelektálja, amely végső soron fokozottabb fajképződéshez vezet. Ebben az esetben a gazdafajokat a hevesebb immunválasz képességére a vizsgálatunkban nem szereplő, más, a tetveknél virulensebb kórokozók által kifejtett szelekciós nyomás kényszeríti, majd ennek hatására nő az *Amblycera* génusz-gazdagság is. Az ok-okozati kapcsolatok ellentétes irányát jelző hipotézisek nem egymást kizáró jellegűek, párhuzamosan is megvalósulhatnak. Eredményeink azonban nem nyújtanak támpontot arra, hogy az oksági kapcsolat irányát elemezzük. Feltételezzük azonban, hogy az *Amblycera* tetvek általi szelekciós nyomásnál sokkal jelentősebb szelekciós erők formálják a madarak immunrendszerének evolúcióját, és csak ezt követi az *Amblycera* tetvek fajképződési mintázatának alakulása.

A paraziták számára nemcsak a gazda T-sejtes immunválaszának mértéke, hanem annak az egyedfejlődésben való időzítése is jelentős tényező. A tetvek nagyobb mértékben terjednek a szülő-utód fertőzési útvonalak mentén, mint sok más madár-élősködő (lásd pl. Clayton & Tompkins 1994; 1995). Mivel az élősködők talán éppen az újabb gazdaegyed inváziója során a legsebezhetőbbek, azt gondoljuk, hogy a fertőzés taxonómiai gazdagságának a fiókakori immunválasz mértékével mutatott szorosabb összefüggése (szemben a kifejlett-kori immunválasz mértékével) nem véletlenszerű, hanem kifinomult koadaptációs folyamat eredménye.

A madárfajok testtömege és a tetvességük abundanciája közti összefüggés (filogenetikai kontroll után) már eddig is ismert volt (Rózsa 1997a). Jelen vizsgálat megmutatta, hogy ez az összefüggés az Amblycera és Ischnocera alrendeket külön vizsgálva is mindkét alrend esetében fennáll.

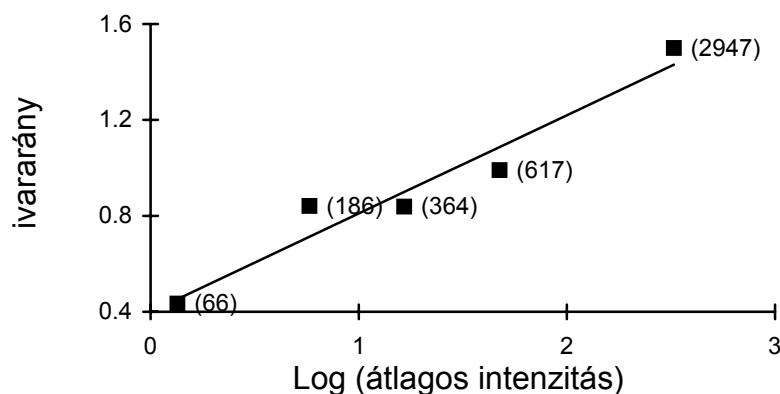
Korábban már ismert volt, hogy a madarak tetveinek abundanciája és taxonómiai gazdagsága pozitív kapcsolatot mutat (Clayton & Walther 2001). Jelen eredményeink pontosítják ezt a képet, amennyiben azt sugallják, hogy a kapcsolat konkrétan az Amblycera abundancia és az Ischnocera taxonómiai gazdagság közti összefüggésre vezethető vissza. E jelenség okait még nem ismerjük. Mindez mégis rávilágít egy általánosabb problémára, arra, hogy a tetű-együttesek ökológiai jellemzőit leíró vizsgálatok során gyakran túlzott leegyszerűsítést teszünk, mikor minden tetűfajt egyetlen, egységes guild szereplőjének tekintünk (mint pl. az értekezés 2.5. fejezetében).

A korábbi kísérletes vizsgálatok ismételten azt mutatták, hogy a madarak tetvességük mértékét mechanikai védekezési módokkal, főként tollázkodással és vakaródzással csökkentik (pl. Clayton 1991b; Rózsa 1993b; Clayton *et al.* 1999). Miközben nem kétséges, hogy a mechanikai védelem az Amblycera fajokra is hat, felhívjuk a figyelmet arra, hogy ezek a kísérletek mind Ischnocera tetvekkel folytak, és nem világos, hogy eredményeik milyen mértékben vonatkoztathatók más tetvekre is. Eredményeink szerint az Amblycera tetvek a gazda egy másik védelmi rendszerével, az immunrendszerrel is koevolválhatnak.

2.7. Hajtetű (*Pediculus humanus capitis*) ivararányok elemzése¹¹

A varjak tolltetteinek elemzése is rámutatott arra, hogy a tetvek valószínűleg képesek utódaik ivararányát a fertőzöttség intenzitásának függvényében manipulálni. E jelenség hátterének megértése azért is lényeges volna, mert a parazita népesség ivararánya nyilvánvalóan befolyásolja a parazita szaporodási rátát, és ezen keresztül a virulencia mértékét is (Ewald 1994; 1995). Buxton 1941-ben publikált adatait elemezve úgy tűnik, hogy az emberi hajtetvek (*Pediculus humanus capitis*) is képesek utódaik ivararányát az intenzitás függvényében manipulálni. Legalábbis erre utal, hogy az ivararányt az intenzitás értéke az LMC hipotézis által megjósolt módon prediktálja.

Figyelemre méltó körülmény azonban, hogy a Buxton (1941) által közölt hat trópusi mintából csak egy, a Colombo-ban gyűjtött minta mutatott ilyen mintázatot. Ennek okát nem ismerjük. Elképzelhető, hogy a colomboi mintában szereplő emberek egymástól izoláltabbak voltak, min a többi mintában, mert ezt az egy mintát börtönben gyűjtötték férfi foglyokról.



11. ábra. 1935-ben a colomboi börtönben a hajtetvek ivararánya az intenzitástól függött. A fertőzött rabok (125 fő) adatait fertőzöttségi osztályokba rendezzük (intenzitás 1-2, 3-10, 11-25, 26-100, >100), és ezek ivararánya intenzitás-függő (lineáris regresszió, $r=0,970$, $F=48,2$, $P<0,007$, szignifikáns a Bonferroni-korrektció után). Zárójelben az osztályba sorolt tetvek egyedszáma.

¹¹ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rózsa L. 1997. Adaptive sex-ratio manipulation in *Pediculus humanus capitis*: possible interpretation of Buxton's data. *Journal of Parasitology*, **83**, 543-544.

2.8. Ivari szelekció tasakospatkány-szörcetvekben¹²

2.8.1. Bevezetés

A „szabadon élő” (nem-élősködő) lényekben az ivaros szaporodás valószínűleg a parazita-fertőzések elleni adaptációként jött létre, és vált általánosan elterjedté (Hamilton 1980; Hamilton *et al.* 1990), csak hogy a paraziták többnyire maguk is ivaros szaporodnak. Az ivaros szaporodás – ha a párválasztást befolyásolják a potenciális nemi partnerek eltérő genotípusai – ivari szelekcióhoz vezet. Míg az ivari szelekció a szabadon élő lények mikroevolúciójában és fajképződésében közismerten jelentős hatóerő (Anderson 1994), és a patogének befolyását a gazda ivari szelekcióra kiterjedten tanulmányozták az elmúlt évtizedekben, addig a paraziták belüli ivari szelekció eddig jórészt elkerülte a kutatók figyelmét.

Jelenleg nincs egyszerű módszer annak tanulmányozására, hogy az ivari szelekció és a nemi preferenciák hogyan befolyásolják a paraziták és patogének egyes genetikai alléljeinek relatív szaporodási sikerét. Közvetett lehetőséget kínál az ivari szelekció intenzitásának mérése a genitáliák és a másodlagos nemi szervek morfológiájának összehasonlítása sok, közel rokon élősködő faj között. Feltételezzük, hogy az ivari szelekció szintjének növekedésével arányosan nő az ivarszervek fejlesztésébeallokált erőforrások aránya, különösen a versengő nemben, ami rendszerint a hím. A tetvek, mint a rovarok legnagyobb permanens élősködő csoportja, kivételes lehetőséget nyújtanak e vizsgálatokra. Mint minden rovarnak, a tetveknek is morfológiailag és funkcionálisan jól elkülönült testrészekre tagolt teste van, ezért az ivarszervek relatív mérete jobban mérhető, mint bármely nem-ízeltlábú kórokozó esetében.

A nőstény tetvek életük során gyakran többször is párzanak, és képesek spermát tárolni ivarszervükben, ezért a hímek között valószínűleg jelentős a spermakompetíció. A nagyobb testű hímek, vagy a nagyobb és komplexebb nemi szervekkel bíró hímek több spermát képesek termelni, és így mennyiségileg „kihígítják” versenytársaik spermáját, ezáltal eredményesebbek az ivari versengésben. A fonalascsapú tetvek alrendjében (Ischnocera) a hímek csápja gyakran megnagyobbodik, a hím ezzel rögzíti a nőstény torát párzás közben. A relatíve nagyobb

12 Rózsa, L., Hafner, M. S., & Brandt, S. V. 2003. Ivari szelekció, speciáció, és virulencia faktorok parazitákban. MTA Viselkedésetkológiai Előadókülés, 2003. május 8. – *in press* alapján

és komplexebb csápú hímek vélhetően hosszabb ideig képesek tartani a nőtényt, megakadályozva ezzel azt, hogy közvetlenül a párzás után a nőtény egy másik hímmel újra közösüljön. Végül feltételezzük, hogy a spermakompetíció magasabb szintjével együtt jár a nőtény genitália méretének és komplexitásának növekedése is, hiszen ez az a tér, melyben a spermakompetíció fizikailag lezajlik.

A spermakompetíció mértékére természetesen hatással van az ivararány. A nem-egyensúlyi ivararányok gyakoriak a tetvek körében, ennek oka valószínűleg a lokális ivari versengés (Clayton *et al.* 1992; az értekezés 2.3. és 2.7. fejezetei). E jelenség akkor lép fel, ha a populáció időlegesen feltagolódik sok kis szubpopulációra, melyben a beltenyésztés jelentős (Hamilton 1967). Mivel a tetvek több generációváltása is egyetlen gazdaegyeden zajlik, e népségek ideiglenesen izoláltak lehetnek a többi gazdaegyed tetveitől. Ilyen körülmények közt egy nőtény az által maximalizálhatja unokái számát, ha utódai közt csökkenti a versengő ivar (ez rendszerint a hím) arányát, ezáltal csökkenti a saját utódai közti versengést. Másrészt viszont a nem-rokon genotípusokkal való keveredés esetén előnyösebb a megszerezhető erőforrások felét a versengő ivar létrehozására fordítani (Fisher 1930).

E dolgozat célja az ivarilag szelektált morfológiai bélyegek és az ivararány számszerűsítése a tetvek egy fajgazdag csoportjában, hogy felderítsük a parazita ivari szelekció kapcsolatát a földrajzi elterjedéssel, fajképződéssel, és a virulencia egyes faktoraival. E célból (al-)fajok közti összehasonlításban elemeztük (1) az ivari versengéssel kapcsolatos bélyegek kapcsolatát az ivararánnyal (2) egyes „környezeti tényezők” (mint pl. a biogeográfiai pozíció és a fertőzés intenzitása) kapcsolatát az ivari versengéssel, és végül (3) eredményeinket megpróbáljuk értelmezni a fajképződéssel és a virulencia evolúciójával kapcsolatban is.

2.8.2. Morfológiai elemzés

A tasakospatkányok (Rodentia: Geomyidae) szórtetveinek (Phthiraptera: Ischnocera: Trichodectidae: *Geomydoecus* spp., *Thomomydoecus* spp.) taxonómiai leírásai három szerzőtől származnak, akik nagyon nagy példányszámokat (54.250 parazita 3.574 gazdáról), és konzisztens morfometriai metodikákat alkalmaztak (Hellenthal & Price 1980; 1984; 1988; 1989a; 1989b; Price 1975; Price & Hellenthal 1975a; 1975b; 1976; 1979a; 1979b; 1980a; 1980b; 1981a; 1981b; 1988a; 1988b; 1989a; 1989b; Price *et al.* 1985; Timm & Price 1979; 1980). A taxonómiai leírások morfológiai

fajfogalmon alapultak, ezért nem tudhatjuk, hogy az egyes fajok vagy alfajok között valójában zajlik-e hibridizáció. Adataink e fajleírásokból származnak. Néhány nyilvánvalóan hibás adat kizárása után 120 közel-rokon tetű (al-)faj maradt, melyek Észak- és Közép-Amerika számos tasakospatkány faján elterjedtek. Sajnos a tasakospatkányok változatossága hibásan értékelt, mivel a korai szerzők alfaji nevet adtak számos helyi populációnak, melyek a talaj színéhez és a habitat táplálékbőségéhez igazodva eltérő szint és méretet mutatnak, de nem feltétlenül képeznek genetikailag eltérő fejlődési irányokat. Ezt a kérdést úgy hidaltuk át, hogy egy-egy tasakospatkány fajon belül összevontuk azokat az „alfajokat” melyek földrajzi áréája egymással érintkező, és ezeket tekintettük biológiailag releváns emlős alfajoknak (Hall 1981; Patton & Smith 1990; Hafner 1991; Demastes *et al.* 2002 elterjedési adatai nyomán). Számos tetű (al-)faj több, eltérő gazdafajon vagy alfajon élő törzsre¹³ tagolódik, ugyanakkor számos tasakospatkány fajon vagy alfajon több eltérő fajt vagy alfajt képviselő tetű-törzs is él. Összesen 189 parazita törzset tudtunk így elkülöníteni. E bonyolult gazda-parazita rendszert a kospeciációs események nagy gyakorisága miatt a gazda és parazita törzsfák szignifikáns hasonlósága is jellemzi (Hafner & Nadler 1988; Hafner *et al.* 1994).

A taxonómiai leírások adataiból az alábbi mérőszámokat generáltuk:

1. Ivararány. A hímek aránya a minta összes kifejlett példánya között. A háttérzaj csökkentése érdekében kizártunk minden fajt vagy alfajt, melyet kevesebb, mint 25 egyed képviselt, vagy kevesebb, mint 5 gazdaegyedről gyűjtötték. Hasonlóképp, kizártuk a parthenogenetikus törzseket (ivarány < 0,05), mint extrém szélső értéket mutató csoportokat. Ezek a döntések minőségileg nem befolyásolják a végeredményt. Az elemzésben maradt törzsek ivaránya 0,34-0,79 közt változik.

2. Ivari testméret dimorfizmus. A testhosszat log-transzformáltuk, majd a hím testméretet a nőstény testméret lineáris függvényeként fejeztük ki. Az ivari dimorfizmus mértéke a hím testméret eltérése (reziduálisa) e regressziós egyenestől (Ranta *et al.* 1984).

3. Nőstény genitália mérete. A nőstény genitália-zsák hossza osztva a nőstény testhosszal. Diszkrét karakter-állapotok: ≤0,09 (1); 0,09-0,12 (2); 0,12+ (3).

¹³ A törzs az élősködő fajon belüli egység, mely eltérő járványtani tulajdonságokkal (pl. gazda-specifitással) jellemezhető populációt jelöl.

4. Hím genitália mérete. A hím genitália szélessége osztva a fej szélességével. Diszkrét karakter-állapotok: $\leq 0,19$ (1); 0,19-0,24 (2); 0,24-0,31 (3); 0,31+ (4).

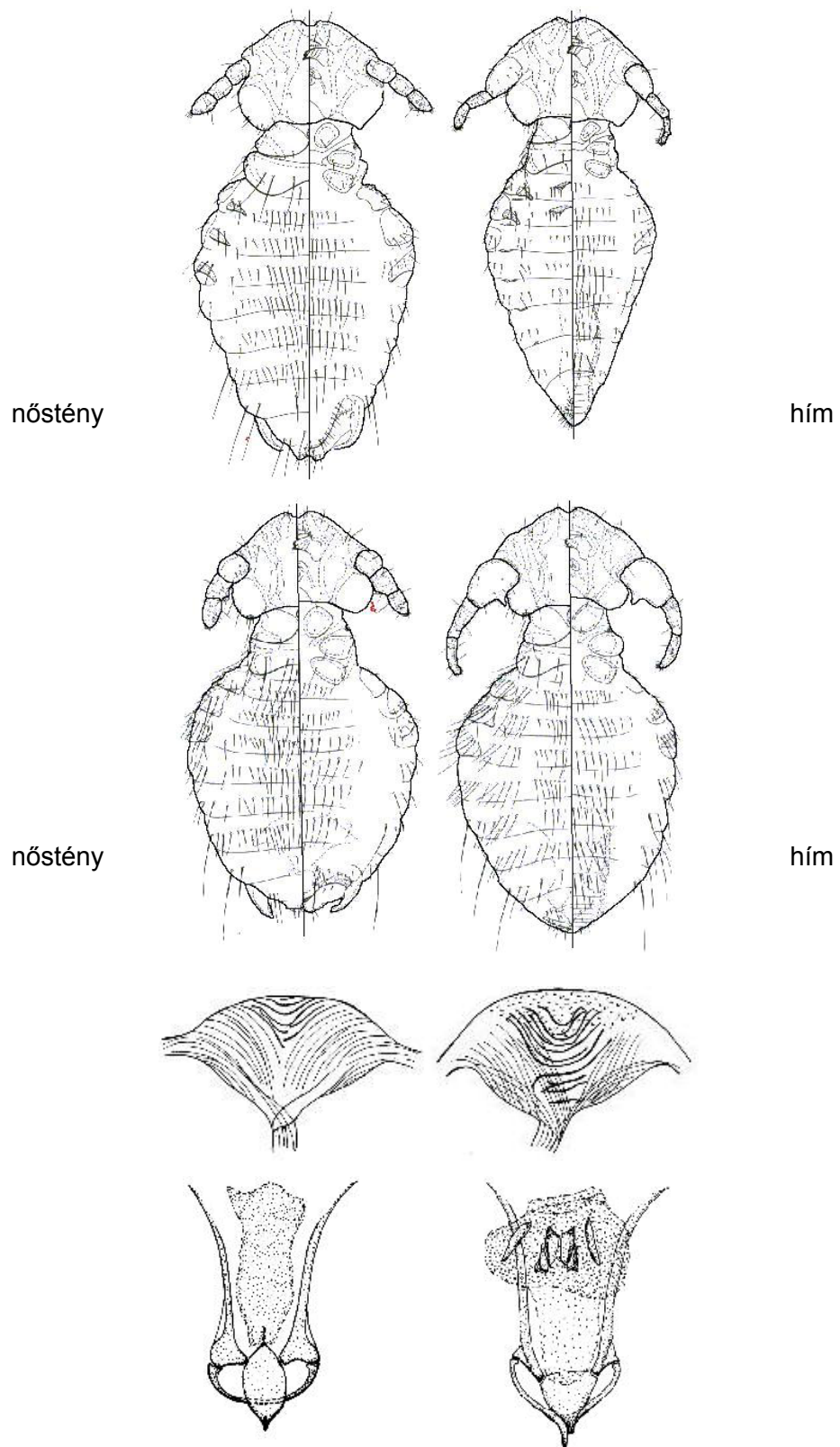
5. Hím fogószerv mérete. A hím csápjának első íze megnagyobbodott, párzás közben a nőstény előtorának rögzítésére szolgál. Relatív hosszát ezért nem a hím testmérethez, hanem a nőstény előtor szélességéhez viszonyítva fejezzük ki. A nőstény előtor szélességét és a hím csáp első íz hosszát log-transzformáljuk, majd a lineáris regresszió reziduálisait használjuk a relatív csápméret mértékeként.

6. A nőstény genitália strukturális komplexitása. A „strukturális komplexitás” terminust mindvégig egyszerű értelemben használjuk, pusztán a taxonómiai leírásokban elkülönült objektumként leírt és megszámlált testalkotók mennyiségét értjük alatta. A nőstény genitália zsákban „hurok” nevű, ismeretlen funkciójú struktúrák láthatók, ezek számát tekintjük itt a komplexitás mértékének. Diszkrét karakter-állapotok: nincs (0); 1-2 (1); 3-5 (2); 6-9 (3); 10-11 (4).

7. A hím genitália strukturális komplexitása. A hím genitália-zsákban látható, ismeretlen funkciójú „tüskék” száma. Diszkrét karakter-állapotok: nincs (0); 2 (1); 3 (2); 4 (3); 5 (4); 6 (5); 8+ (6).

8. Hím fogószerv strukturális komplexitása. A csáp első ízén sokszor egy jól elkülönült oldalág is van, ennek jelenlétét a nagyobb komplexitás jeleként értelmezzük. Diszkrét karakter-állapotok: egyenes csápíz (0); enyhe kitüremkedés (1); határozott oldalág (2).

9. Átlagos intenzitás. A parazita egyedszám osztva a gazda egyedszámmal, log-transzformálva. Mivel a tetvek nagy részét múzeumokban, korábban más célokból gyűjtött és preparált tasakospatkányokról gyűjtötték, ezért az intenzitás adatokban nyilvánvalóan nagy a véletlen zaj. Roger D. Price (aki az összes felhasznált fajleírásban társszerző) egy magánlevélben így írta le a gyűjtési eljárást: *„Semmiképpen sem törekedtünk a kvantitatív gyűjtésre. Ha a tasakospatkány bőrön sok tetű volt, addig fésültem, amíg összegyűlt egy „szép” minta. Ha a bőrön csak kevés tetű volt, akkor egy alaposabb keresést végeztem, amíg meg nem győződtem arról, hogy minden kifésülhető példányt megtaláltam. Ezért fenntartásaim volnának azzal kapcsolatban, hogy ezeket a számokat a tetvek populációméretének tekintsük. Sok függ a bőrök előzetes történetétől...”* Mégis, mivel az átlagos intenzitás eléggé változékony (2,3-31,3 között), és a gazdaegyedek száma igen nagy (3.574), fennáll annak a lehetősége, hogy az adatok a véletlen zajon kívül információt is hordoznak.



12. ábra. Tasakospatkány szőrtetvek morfológiájának spermakompetícióval kapcsolatos bélyegei. A hímek kisebbek a nőstényeknél (1. sor), vagy nagyobbak (2. sor). A hím 1. csáp-íze lehet nagy, elágazó nyúlványt hordozó. A nőstény genitália-zsákban változatos számú „hurkok” (3. sor), a hím genitáliában pedig változatos számú „tüskék” (4. sor) helyezkedhetnek el. Funkciójuk ismeretlen, de hozzájárulnak a szerv anatómiai komplexitásához.

Azon tulajdonságok esetében, melyek értékeit diszkrét karakter-állapotok (3., 4., 6., 7. és 8. tulajdonságok) szerint értékeltük, a kategorizálás pontosan követi egy korábban publikált kladsztikai elemzésben mások által használt kategorizálást (Page *et al.* 1995). Minden más tulajdonságot folytonos skálán értelmeztünk. Néhány korai fajleírás nem tartalmazta az összes itt felhasznált alapadatot, ezért a különböző elemzésekben a mintaelemszám eltérő lehet.

Elemzéseinkben a parazita fajok vagy alfajok tulajdonságait statisztikailag független „eseményeknek” tekintjük. Filogenetikai kontrollt tehát egyelőre nem végeztünk, mert a szükséges törzsfák a mai napig nem állnak rendelkezésre. A korábbi kladsztikai elemzésből (Page *et al.* 1995) azonban tudjuk, hogy e tetvek itt vizsgált ivarszerv-morfológiai tulajdonságai nem konzervatív jellegűek, hanem igen képlékenyek, tehát a törzsfa különböző ágain számos párhuzamos változást mutatnak. Ez alapján valószínűsíthető, hogy a filogenetikai kontroll eredménye nem különbözne jelentősen az itt bemutatott eredményektől. Ugyanakkor e kladsztikai vizsgálat eredményeként kapott kladogram nem használható törzsfaként a mi céljainkra, hiszen az részben az általunk itt elemzett tulajdonságok alapján készült.

Mivel a változóink többsége kategorizált jellegű, az egyszerűség kedvéért minden számításban nem-parametrikus teszteket alkalmazunk. A statisztikai tesztek kétoldalasak.

2.8.3. Eredmények

Az ivararány minden általunk vizsgált morfológiai tulajdonsággal a hipotézisünk által jóslott irányú korrelációt mutat, vagyis a hímek nagyobb aránya rendszerint együtt jár az ivari versengés nagyobb szintjét jelző bélyegekkal, és e korrelációk többsége szignifikáns. Az átlagos intenzitás – pontosabban ennek egy igen durva becslése – korrelál az ivararányal és az ivari versengés szintjét jelző morfológiai bélyegekkal. E korrelációk iránya szintén megfelel a hipotézis által prediktált iránnyal, tehát a magasabb intenzitás rendszerint együtt jár a hímek magasabb arányával és az ivari versengés magasabb szintjét jelző bélyegekkal. Ez utóbbi korrelációk fele tekinthető szignifikánsnak (VI. táblázat).

Korábbi munkákból ismert, hogy olykor egyes járványtani mutatók – mint pl. a prevalencia (Read *et al.* 1995a; 1995b; Poulin 1997a), az átlagos intenzitás (Rózsa 1997c) és a gazda szocialitásának mértéke (Rózsa *et al.* 1996) – korrelálnak a

paraziták ivararányával. Az ivararány korrelál az ivari testméret dimorfizmussal az élősködő fonálférgek esetében (Poulin 1997b), és az ivari testméret dimorfizmust használták már az ivari szelekció mértékeként pl. a buzogányfejűek esetében (Poulin & Morand 2000). Mindezeket az eredményeket szerzőik a parazita népességen belüli ivari versengéssel összefüggésben értelmezték. Jelen dolgozatunk azonban a tulajdonságok sokkal nagyobb körére terjed ki. Egyrészt a közel-rokon parazita (al-) fajok összehasonlításával megmutattuk, hogy az ivararány pozitívan korrelál a hím relatív testmérettel, valamint a nőstény genitália, a hím genitália, valamint a hím másodlagos nemi szerv relatív méretével és komplexitásával. Másrészt az intenzitás durva becslése pozitívan korrelál az ivararánnal és az előbb említett morfológiai bélyegekkel. Feltételezzük, hogy a beltenyésztés erőteljesebb az alacsony intenzitási értékek estén, és ezért várható, hogy a magasabb intenzitás együtt járjon az erőteljesebb hím-hím versengéssel. E korrelációk nagy része a Bonferroni-korrekción után is szignifikáns, irányuk pedig megegyezik a spermakompetíció feltételezése alapján megjósolt iránnyal.

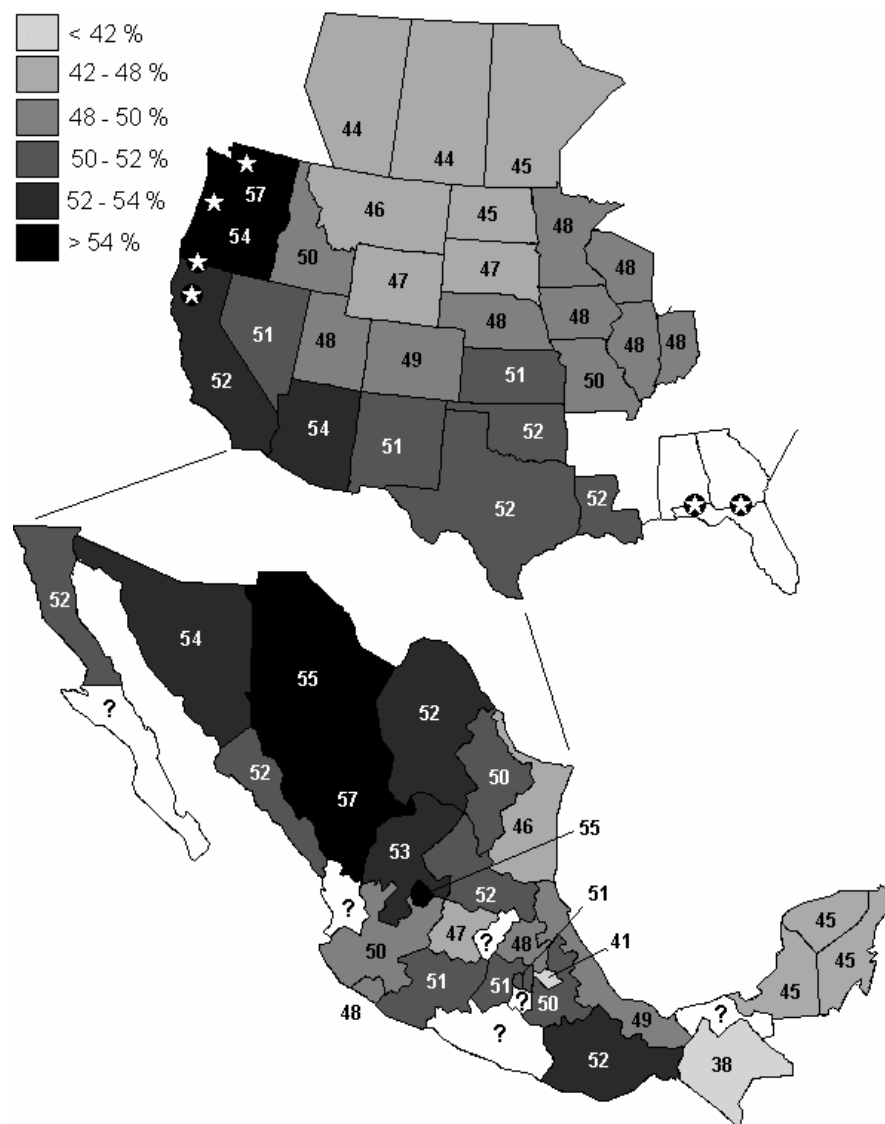
Az eredmények alternatív értelmezési módja mintavételi hibát feltételezni. Az ivari testméret dimorfizmus és az ivararány közt így pozitív korreláció várható, hiszen a tetvek igen apró állatok, és könnyű a relatíve kisebb nemhez tartozó példányokat elveszíteni. Mivel az ivari testméret dimorfizmus és a többi morfológiai tulajdonság közt pozitív korreláció van (ezeket itt nem mutattuk be), a mintavételi hiba megmagyarázhatja az ivararány és a morfológiai karakterek közti korrelációkat is.

2.8.3. Biogeográfiai vonatkozások

Az alternatív hipotézisek (ivari szelekció versus mintavételi hiba) tesztelése céljából megvizsgáltuk az ivararány biogeográfiai változékonyságát. Ha az ivararányok csak a dimorfizmus véletlen különbségeit tükrözik, akkor nem várható, hogy földrajzilag meghatározható trendeket mutassanak. Ezzel szemben, ha az ivari szelekció szintjeit tükrözik, akkor várhatóan biogeográfiailag értelmezhető mintázatot is mutatnak. Ez az elemzésünk csak Kanada, az USA és Mexikó területére vonatkozott, néhány kisebb közép-amerikai mintát kihagytunk. Az alapadatokat Kanada, az USA, és Mexikó tagállamaira tudtuk vonatkoztatni, ennél finomabb térbeli felbontás az adatközlés hiányossága miatt egyelőre nem végezhető.

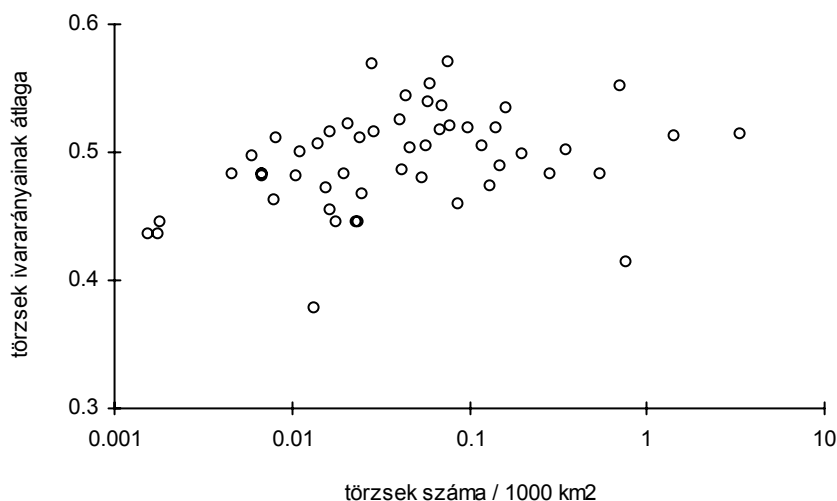
A biogeográfiai adatok nem támogatják a mintavételi hiba hipotézist, mivel az ivararány adatok határozott geográfiai trendet mutatnak. A nőstény-túlsúlyú, és

különösen a parthenogenetikus törzsek az elterjedési perifériákon, míg a hím-túlsúlyú törzsek a Sziklás Hegység vonulatában jellemzőek. A fent leírt korrelációkat tehát nem magyarázhatjuk mintavételi hibával. Ezért úgy véljük, hogy a spermakompetíció egy jelentős, de földrajzilag változó mértékű hatóerő a tasakospatkány szőrtetvek morfológiai és ivararány-evolúciójában. Ez természetesen nem zárja ki annak lehetőségét, hogy ezzel párhuzamosan mintavételi hiba is befolyásolhatta az ivararány adatainkat.



13. ábra. Tasakospatkány szőrtetű törzsek ivararányainak átlagai tagállamonként átlagolva. Minden törzset egyenlő súllyal vettünk figyelembe, ha azt összesen legalább 25 parazita és legalább 5 gazdaegyed képviselte, és előfordult az adott tagállamban (is). A parthenogenetikus törzsek adatait kihagytuk a számításból, de előfordulási helyeiket csillagokkal jeleztük.

Az egyes tagállamok jellemezhetők az ott előforduló parazita törzsek számának, és az adott állam területének hányadosával: ez egyfajta epidemiológiai diverzitás mérőszám. Az egyes tagállamokat elemi eseményként kezelve szignifikáns pozitív korreláció mutatható ki a törzsek sűrűsége és a törzsek ivararányának átlaga között: tehát a hím-túlsúlyú ivararányok főként a nagy törzs-sűrűséget mutató, központi helyzetű Sziklás Hegységben jellemzőek.



14. ábra. A szórtetvek törzs-sűrűségének és a törzsek átlagos ivararányainak összefüggése. Minden pont Kanada, az USA, vagy Mexikó egy-egy tagállamát jelképezi. A parthenogenetikus törzseket, mint extrém szélső-értékeket kihagytuk, de bevonásuk tovább erősítené az összefüggést. Spearman rang korreláció: $N=53$, $r=0,3978$, $P=0,0032$.

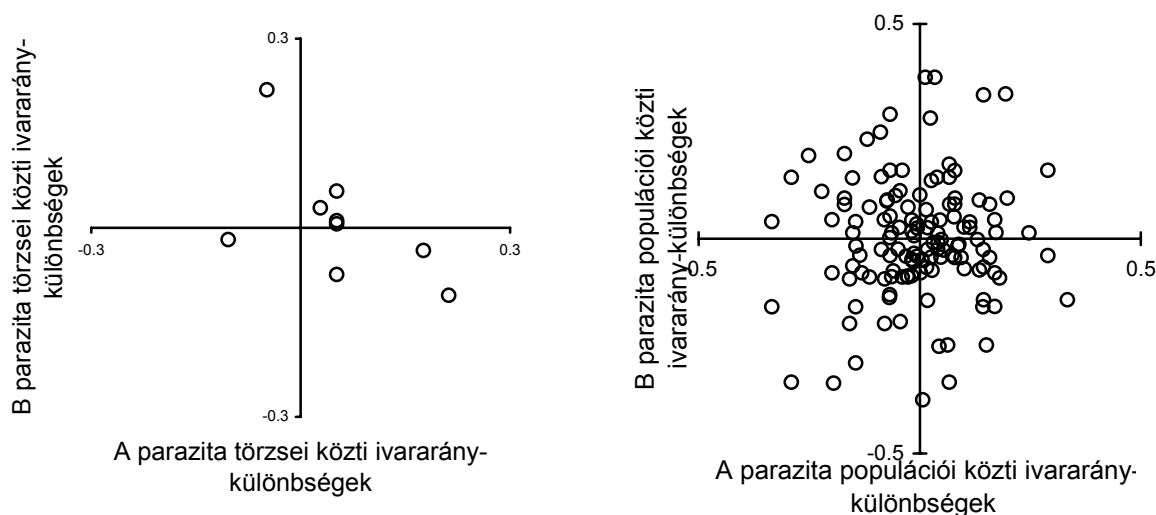
Legalább két alternatív hipotézis magyarázhatja e korrelációt. Egyrészt lehetséges, hogy az ivari szelekció magasabb szintje fokozza a fajképződési rátát. Madarakban és más nem-élősködő csoportokban már ismert hasonló folyamat (Anderson 1994). Jövőbeli kutatások talán eldönthetik, hogy parazitákban az ivari szelekció fokozza-e a fajképződést. Mindenesetre ismerünk olyan tasakospatkány-szórtetű fajokat, ahol a nőstények azonos morfológiát mutatnak, és csak a hím másodlagos nemi jellegek különböznek (*Geomydoecus setzeri* és *G. davidhafneri*).

Másrészt lehetséges, hogy egyes területek magas fajképződési rátája fokozza az ivari szelekciót. A fajképződés folyamatának fontos bevezető szakasza, hogy az azonos fajú populációk genetikai eltérései fokozatosan növekednek, ezért – mielőtt a teljes genetikai izoláció létrejönne – a többszörös fertőzések nagyon különböző

génállományú paraziták hibridizációját teszik lehetővé, ami kedvez az ivarilag versengő hím utódok létrehozásának. E hatás kevésbé kifejezett ott, ahol a térben szomszédos parazita populációk genetikailag is hasonlóak.

E két hipotézis egymást nem kizáró jellegű, mindkét folyamat működhet párhuzamban is. Olyan földrajzi területeken, amely elősegíti a tasakospatkányok és paraziták gyors fajképződését, e két folyamat talán egy autokatalitikus folyamattá kapcsolódhat össze.

Ezzel kapcsolatos egy további alternatív hipotézisünk is. Elképzelhető, hogy a földrajzi meghatározottság közvetlenül csak a gazdafajok evolúciójára hat, és a gazdafajok egyes tulajdonságai – mint pl. testméret, vagy élettartam – hatnak a parazita ivarosság evolúciójára. Ebben az esetben a földrajzi elterjedés és a parazita ivari stratégia között csak közvetett kapcsolat van. E hipotézis tesztelhető, mert van egy nyilvánvaló predikciója. Ha **A** parazita taxon két törzse az 1 és 2 gazda taxonokon fordul elő, akkor a kétféle gazdán mutatott ivararányainak különbsége várhatóan korrelál azon **B** parazita taxon törzsei közti ivararány különbséggel, mely szintén az 1 és 2 gazda taxonokon fordul elő. Magyarán; az egyik parazita faj



15. ábra. Sok tetű taxon többféle gazdán is előfordul, és megfordítva, egyes gazda taxonokon többféle tetű is előfordul. Ha a gazda tulajdonságai határoznák meg a parazita ivararányokat, akkor várható, hogy **A** parazita 1 és 2 gazdán mutatott ivararányainak különbsége (vízszintes tengely) pozitív korrelációt mutasson **B** parazita 1 és 2 gazdán mutatott ivararányainak különbségeivel (függőleges tengely). Ez azonban nem jelenik meg sem a törzsek szintjén (balra), sem pedig a helyi populációk szintjén (jobbra), ezért ezt a hipotézist elvetjük.

várhatóan ugyanazt a különbséget „látja” két gazda-taxon között, mint a másik. Ezt az elemzést a helyi populációk szintjén, és a törzsek szintjén is elvégeztük. Az adatok egyik szinten sem támasztják alá ezt a hipotézist.

2.8.4. Értékelés

Úgy véljük tehát, hogy egyes parazitákban az ivari szelekció hatékonyan befolyásolhatja a morfológia és az ivararányok evolúcióját, valamint a fajképződés mértékét is.

Az eredmények a virulencia evolúciójának szempontjából és érdekesek. Evolúciós-ökológiai szempontból definiálva a virulencia a parazita képessége a gazda túlélési és szaporodási sikerének csökkentésére. A gazdaegyeden élő parazita népesség szaporodási rátája alapvetően befolyásolja a virulenciát (Ewald 1994; 1995; vanBaalen *et al.* 1995). Eredményeink azt sugallják, hogy az elterjedési perifériákon a nőstények aránya igen magas, itt tehát a parazita születési ráta nyilván magasabb, mint az área-központban, ahol a nőstények aránya jóval kisebb. Ezzel szemben az área-központban vélhetően nagyobb az utódok genetikai variabilitása, hiszen itt nincs parthenogenetikus szaporodás, és a beltenyésztés mértéke is alacsonyabb. Ezért feltételezhető, hogy itt jobb az utódok minősége; alacsonyabb a parazita mortalitás. És valóban, a paraziták magasabb intenzitású fertőzéseket hoznak létre az área-központban, mint a perifériákon. Éppúgy, mint a szabadon élő lényekre kidolgozott, klasszikus r-K kontinuum hipotézis esetében, a paraziták is több utódot hoznak létre az área perifériáin és jobb utódokat a központokban. A parazita születési és túlélési ráta a parazita virulencia két fontos faktora, melyek közt eredményeink negatív cserearányt sejtetnek. Az área más és más részein e cserearány más és más mértéke az optimális a tasakospatkány szőrtetvek, de talán más élősködők esetében is.

2.9. Irodalom

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 325-383.
- Anderson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
- Anderson, R. M. & May, R. M. 1985. Helminth infections of humans: mathematical models, population dynamics and control. *Advances in Parasitology*, **24**, 1-101.
- Badyaev, A. V. 1997. Altitudinal variation in sexual dimorphism: a new pattern and alternative hypotheses. *Behavioural Ecology*, **8**, 675-690.
- Balát, F. 1966. Federlinge tschechoslowakischer Uferschwalben. *Angewandte Parasitologie*, **7**, 244-248.
- Barker S. C., Whiting M., Johnson, K. P. & Murrell, A. 2002. Phylogeny of the lice (Insecta: Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA. *Zoologica Scripta*, **32**, 407-414.
- Barker, F. K., Barrowclough, G. F. & Groth, J. G. 2001. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: Taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **269**, 295-308.
- Barlett C. M. 1993. Lice (Amblycera and Ischnocera) as vectors of *Eulimdana* spp. (Nematoda: Filarioidea) in Charadriiform birds and the necessity of short reproductive periods in adult worms. *Journal of Parasitology*, **79**, 85-91.
- Baum, H. 1968. Biologie und Ökologie der Amselfederläuse. *Angewandte Parasitologie*, **9**, 129-176.
- Behnke, J.M., McGregor, P.K., Shepherd, M., Wiles, R., Barnard, C., Gilbert, F.S., & Hurst, J.L. 1995. Identity, prevalence and intensity of infestation with wing feather mites on birds (Passeriformes) from the Setubal Peninsula of Portugal. *Experimental and Applied Acarology*, **19**, 443-458.
- Blagoveshchensky, D. I. 1951. [Mallophaga of Tadzhikistan.] *Parazitologiceski Sbornyk*, **13**, 272-327.
- Blagoveshchensky, D. I. 1959. [Chewing lice (Mallophaga) Part I. Introduction - Fauna S.S.S.R.] Moscow, Scientific Academy of USSR.
- Bliss, C. I. & Fisher, R. A. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, **9**, 176-200.

- Blondel, J., Catzefflis, F. & Perret, P. 1996. Molecular phylogeny and the historical biogeography of the warblers of the genus *Sylvia* (Aves). *Journal of Evolutionary Biology*, **9**, 871-891.
- Blount, J. D., Houston, D. C., Møller, A. P. & Wright, J. 2003. Multiple measures reveal complex patterns in immune defence: A comparative case study of scavenging and non-scavenging birds. *Oikos*, **102**, 340-350.
- Booth D. T., Clayton D. H. & Block B. A. 1993. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings of the Royal Society B*, **253**, 125–129.
- Brooke D. M. & Nakamura H. 1998. The acquisition of host-specific feather lice by common cuckoos (*Cuculus canorus*). *Journal of Zoology*, **244**, 167–173.
- Brown, C. R. & Brown, M. B. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, **67**, 1206-1218.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M. J., Soejono, R. P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E. & Rokus Awe Due 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, **431**, 1055-1061.
- Bulmer, M.G. & Taylor, P.D. 1980. Dispersal and sex ratio. *Nature*, **284**, 448-449.
- Burley, N., Tidemann, S. C. & Halupka, K. 1991. Bill colour and parasite levels of zebra finches. In JE Loye, M Zuk (eds) Bird-Parasite interactions. Oxford University Press, Oxford, pp. 359-376.
- Bush, S. E., Sohn, E. & Clayton, D. H. 2005. Ecomorphology of parasite attachment: experiments with feather lice. *Journal of Parasitology - in press*.
- Buxton, P. A. 1941. Studies on populations of head-lice (*Pediculus humanus capitis*: Anoplura) IV. The composition of populations. *Parasitology*, **33**, 224-242.
- Casto, J. M., Nolan, Jr. V. & Ketterson, E. D. 2001. Steroid hormones and immune function: Experimental studies in wild and captive dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *American Naturalist*, **157**, 408-420.
- Cerny, V. 1970. Die parasitischen Arthropoden der synanthropen Taubenvögel einer Großstadt. *Angewandte Parasitologie*, **11**, 244-248.
- Chapman, B. R. & George, J. E. 1991. The effects of ectoparasites on cliff swallow growth and survival. In: Loye, J. E. and Zuk, M. (eds.). Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour. Oxford University Press, Oxford, pp. 69-92.

- Cibois, A. & Pasquet, E. 1999. Molecular analysis of the phylogeny of 11 genera of the Corvidae. *Ibis*, **141**, 297-306.
- Clark, A.B. 1981. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, **201**, 163-165.
- Clark, F., Farrel, J. & Hill, L. A. 1994. A study of a population of the house martin (*Delichon urbica* (L.)) feather louse *Brüelia gracilis* (Mallophaga: Ischnocera) in Lincolnshire, UK. *Entomologist*, **113**, 198-204.
- Clay, T. 1949a. Piercing mouth-parts in the biting lice (Mallophaga). *Nature*, **164**, 617.
- Clay, T. 1949b. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. *Evolution*, **3**, 279-299.
- Clay, T. 1964. Geographical distribution of the Mallophaga (Insecta). *Bulletin of the British Ornithological Club*, **84**, 14-16.
- Clayton, D. H. & Cotgreave, P. 1993. Relationship between bill morphology to grooming behaviour in birds. *Animal Behaviour*, **47**, 195-201.
- Clayton, D. H. & Moore, J. (eds.) 1997. Host-parasite evolution: general principles and avian models. Oxford: Oxford University Press.
- Clayton, D. H. & Tompkins, D. M. 1994. Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proceedings of the Royal Society B*, **256**, 211-217.
- Clayton, D. H. 1990. Mate choice in experimentally parasitized rock doves: lousy males lose. *American Zoologist*, **30**, 251-262.
- Clayton, D. H. 1991a. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today*, **7**, 329-334.
- Clayton, D. H. 1991b. Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In: Loye, J. E. & Zuk, M. (eds.) *Bird-Parasite Interactions*, pp. 258-289. Oxford: Oxford University Press.
- Clayton, D. H., Lee, P. L. M., Tompkins, D. M. & Brodie, E. D. 1999. Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. *American Naturalist*, **154**, 261-270.
- Clayton, D. H., Pruett-Jones, S. G. & Lande, R. 1992. Reappraisal of the intraspecific prediction of parasite-mediated sexual selection: opportunity knocks. *Journal of Theoretical Biology*, **157**, 95-108.
- Clayton, D. H. & Tompkins, D. M. 1994. Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **256**, 211-217.

- Clayton, D. H. & Tompkins, D. M. 1995. Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *Parasitology*, **110**, 195-206.
- Clayton, D. H. & Walther, B. A. 2001. Influence of host ecology and morphology on the diversity of Neotropical bird lice. *Oikos*, **94**, 455-467.
- Clayton, D. H. 1990. Mate choice in experimentally parasitized rock doves, lousy males lose. *American Zoologist*, **30**, 251-262.
- Clayton, D. H., Gregory, R. D. & Price, R. D. 1992. Comparative ecology of Neotropical bird lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, **61**, 781-795.
- Clayton, D. H., Lee, P. L. M., Tompkins, D. M. & Brodie, E. D. 1999. Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. *American Naturalist*, **154**, 261-270.
- Cohen, S., Greenwood, M. T. & Fowler, J. A. 1991. The louse *Trinoton anserinum* (Amblycera: Phthiraptera), an intermediate host of *Sarconema eurycerca* (Filarioidea: Nematoda), a heartworm of swans. *Medical and Veterinary Entomology*, **5**, 101-110.
- Colwell, D. D. & Himsl-Rayner, C. 2002. *Linognathus vituli* (Anoplura: Linognathidae) population growth, dispersal and development of humoral immune responses in naive calves following induced infestations. *Veterinary Parasitology*, **108**, 237-246.
- Cotgreave, P. & Clayton, D. H. 1994. Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour*, **131**, 171-187.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. (eds.) 1993; 1994a; 1994b. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North-Africa: the Birds of the Western Palearctic. Vols. VII, VIII and IX. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Simmons, K. E. L. (eds.) 1983; 1984. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North-Africa: the Birds of the Western Palearctic. Vols. I and III. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (ed.) 1984; 1985; 1988. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North-Africa: the Birds of the Western Palearctic. Vols. I, IV and V. Oxford University Press, Oxford.
- Crofton, H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, **62**, 179-193.

- Demastes, J. W. Spradling, T. A., Hafner, M. S., Hafner, D. J. & Reed, D. L. 2002. Systematics and phylogeography of pocket gophers in the genera *Cratogeomys* and *Pappogeomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **22**, 144-154.
- Dubinin, V. B. 1947. Studies on the adaptation of ectoparasites II. Ecological adaptations of feather-mites and Mallophaga. *Parazitologiceski Sbornyk*, **9**, 191-222. (In Russian.)
- Duffy, D. C. 1991. Ants, ticks and nesting seabirds: dynamic interactions? In: Loye, J. E. and Zuk, M (eds.). *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, pp. 242-257.
- Dunning, J. B. 1993. CRC handbook of avian body masses. CRC Press, Boca Raton.
- Durden, L. A. 1987. Predator-prey interactions between ectoparasites. *Parasitology Today*, **3**, 306-309.
- Ewald, P. W. 1994. *The Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.
- Ewald, P. W. 1995. The evolution of virulence: a unifying link between parasitology and ecology. *Journal of Parasitology* **81**: 659-669.
- Ewenson, E. L., Zann, R. A. & Flannery, G. R. 2001. Body condition and immune response in wild zebra finches: effects of capture, confinement and captive-rearing. *Naturwissenschaften*, **88**, 391-394.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**, 1-15.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical Theory of Natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fowler, J. A. & Hodson, D. 1988. The Mallophaga of Leach's Petrels *Oceanodroma leucorhoa* from North Rona, Scotland. *Seabird*, **11**, 47-49.
- Fowler, J. A. & Hodson, D. P. 1991. Feather lice (Mallophaga) of the Dipper *Cinclus cinclus* in Central Wales. *Ringing & Migration*, **12**, 43-45.
- Fowler, J. A. & Miller, C. J. 1984. Non-haematophagous ectoparasite populations of Procellariiform birds in Shetland, Scotland. *Seabird*, **7**, 23-30.
- Fowler, J. A. & Price, R. A. 1987. A comparative study of the Ischnoceran Mallophaga of the Wilson's Petrel *Oceanites oceanicus* and British Storm Petrel *Hydrobates pelagicus*. *Seabird*, **10**, 43-49.

- Fowler, J. A. & Shaw, G. J. 1989. The Mallophaga of Manx Shearwaters *Puffinus p. puffinus* from Ynys Enlli, Wales. *Seabird*, **12**, 14-19.
- Fowler, J. A. & Williams, L. R. 1985. Population dynamics of Mallophaga and Acari on reed buntings occupying a communal winter roost. *Ecological Entomology*, **10**, 377-383.
- Garland, Jr. T., Harvey, P. H. & Ives, A. R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *American Naturalist*, **141**, 18-32.
- Gill, F. B. 1990. Ornithology. 2nd ed. Freeman and Company, New York.
- Gregory, R. D. & Woolhouse, M. E. J. 1993. Quantification of parasite aggregation: a simulation study. *Acta Tropica*, **54**, 131-139.
- Gregory, R. D. 1990. Parasites and host geographic range, patterns and artefacts. *Functional Ecology*, **4**, 645-654.
- Gregory, R. D. 1997. Comparative studies of host-parasite communities. In DH Clayton, J Moore (eds) Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models. Oxford University Press, Oxford, pp. 198-211.
- Hackmann, W. 1994. Mallofager (Phthiraptera, Mallophaga) som parasiterar pa Finlands fågelarter. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, **70**, 35-70.
- Hafner, M. S. & Nadler, S. A. 1988. Phylogenetic trees support the coevolution of parasites and their hosts. *Nature*, **332**, 258-259.
- Hafner, M. S. 1991. Evolutionary genetics and zoogeography of middle American pocket gophers, genus *Orthogeomys*. *Journal of Mammalogy*, **72**, 1-10.
- Hafner, M. S., Sudman, P. D., Villablanca, F. X., Spradling, T. A., Demastes, J. W. & Nadler, S. A. 1994. Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science*, **265**, 1087-1090.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America, Wiley Interscience
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, **156**, 477-488.
- Hamilton, W. D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos*, **35**, 282-290.
- Hamilton, W. D., Axelrod, R. & Tanese, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of the National Academy of Science*, **87**, 3566-3573.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, **218**, 384-387.

- Harrison, L. 1915. Mallophaga from Apteryx, and their significance; with a note on the genus *Rallicola*. *Parasitology*, **8**, 101–127.
- Hart, B. J. 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: Five strategies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **14**, 273-294.
- Hart, B. J. 1997. Behavioural defence. In DH Clayton, J Moore (eds) Host-parasite evolution: General principles and avian models. Oxford University Press, Oxford, pp. 59-77.
- ter Hofstede, H. M., Fenton, M. B. & Whitaker, J. O. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, **82**(4), 616-626.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hellenthal, R. A. & Price, R. D. 1980. A review of the *Geomydoecus subcalifornicus* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys* pocket gophers (Rodentia: Geomyidae) with a discussion of quantitative techniques and automated taxonomic procedures. *Annals of the Entomological Society of America*, **73**, 495-503.
- Hellenthal, R. A. & Price, R. D. 1984. A new species of *Thomomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys bottae* pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **57**, 231-236.
- Hellenthal, R. A. & Price, R. D. 1988. *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the Texas and desert pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **91**, 1-8.
- Hellenthal, R. A. & Price, R. D. 1989a. The *Thomomydoecus wardi* complex (Mallophaga: Trichodectidae) of the pocket gopher, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **62**, 245-253.
- Hellenthal, R. A. & Price, R. D. 1989b. *Geomydoecus thomomyus* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from pocket gophers of the *Thomomys talpoides* complex (Rodentia: Geomyidae) of the United States and Canada. *Annals of the Entomological Society of America*, **82**, 286-297.
- Hillgarth, N. 1996. Ectoparasite transfer during mating in the ring-necked pheasant *Phasianus colchicus*. *Journal of Avian Biology*, **27**, 260–262.

- Hoi-Leitner, M., Romero-Pujante, M., Hoi, H. & Pavlova, A. 2001. Food availability and immune capacity in serin (*Serinus serinus*) nestlings. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **49**, 333-339.
- Johnsen, A., Andersen, V., Sunding, C. & Lifjeld, J. T. 2000. Female blue throats enhance offspring immunocompetence through extra-pair copulations. *Nature*, **406**, 296-299.
- Johnson, K. P., Adams, R. J. & Clayton, D. H. 2002b. The phylogeny of the louse genus *Brueelia* does not reflect host phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**, 233-247.
- Johnson, K. P. & Clayton, D. H. 2003. The Biology, Ecology, and Evolution of Chewing Lice. In: Price R. D., Hellenthal R. A., Palma R. L., Johnson K. P. & Clayton D. H.: The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview. INHS Special Publication 24. Illinois Natural History Survey, Illinois, USA.
- Johnson, K. P., Cruickshank, R. H., Adams, R. J., Smith, V. S., Page, R. D. M. & Clayton D. H. 2003. Dramatically elevated rate of mitochondrial substitution in lice (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **26**, 231-242.
- Johnson, K. P. & Whiting, M. F. 2002. Multiple genes and monophyly of Ischnocera (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **22**, 101-110.
- Johnson, K. P., Williams, B. L., Drown, D. M., Adams, R. J. & Clayton, D. H. 2002a. The population genetics of host specificity: genetic differentiation in dove lice (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Ecology*, **11**, 25-38.
- Johnson, K. P., Yoshizawa, K. & Smith, V. S. 2004. Multiple origins of parasitism in lice. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 1771-1776.
- Keirans, J. E. 1975. A review of the phoretic relationship between Mallophaga (Phthiraptera: Insecta) and Hippoboscidae (Diptera: Insecta). *Journal of Medical Entomology*, **12**, 71-76.
- Kethley, J. B. & Johnston, D. E. 1975. Resource tracking in bird and mammal ectoparasites. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, **9**, 31-236.
- Kim, K.C. 1985. Evolutionary relationships of parasitic arthropods and mammals. *Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals*. (ed K.C. Kim), pp. 3-99. Wiley-Interscience Publications, NY, Brisbane, Toronto.

- Kittler, R., Kayser, M. & Stoneking, M. 2003. Molecular evolution of *Pediculus humanus* and the origin of clothing. *Current Biology*, **13**, 1414-1417.
- Klein, J. 1990. Immunology. Oxford University Press, Oxford.
- Kose, M. & Møller, A. P. 1999. Sexual selection, feather breakage and parasites: The importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **45**, 430–436.
- Kose, M., Mand, R. & Møller, A. P. 1999. Sexual selection for white tail spots in the tail of the barn swallow in relation to habitat choice by feather lice. *Animal Behaviour*, **58**, 1201–1205.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. Living in Groups (Oxford Series in Ecology and Evolution). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. Harper and Row, NY.
- Kumar, P. & Kumar, P. 1999. Insect remains from Upper Triassic sediments of Satpura Basin, India. *Current Science, India*, **76**, 1539–1541.
- Kumar, P. & Kumar, P. 2001. Phthirapteran insect and larval Acanthocephala from the late Triassic sediments of the Satpura Basin, India. *Journal of the Paleontological Society of India*, **46**, 141–146.
- Kuris, A. M., Blaustein, A. R. & Alió, J. J. 1980. Hosts as islands. *American Naturalist*, **116**, 570-586.
- Lee, P. L. M. & Clayton, D. H. 1995. Population biology of swift (*Apus apus*) ectoparasites in relation to host reproductive success. *Ecological Entomology*, **20**, 43-50.
- Leigh, E.G.Jr., Herre, E.A. & Fisher, E.A. 1985. Sex allocation in animals. *Experientia*, **41**, 1265-1276.
- Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K. & Wink, W. 1997. Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *Journal für Ornithologie*, **138**, 469-496.
- Leo, N. P., Campbell, N. J. H., Yang, X., Mumcuoglu, K. & Barker, S. C. 2002. Evidence from mitochondrial DNA that head lice and body lice of humans (Phthiraptera: Pediculidae) are conspecific. *Journal of Medical Entomology*, **39**, 662-666.
- Leo, N. P., Hughes, J. M., Yang, X., Poudel, S. K. S., Brogdon, W. G. & Barker, S. C. 2005. The head and body lice of humans are genetically distinct (Insecta :

- Phthiraptera, Pediculidae): evidence from double infestations. *Heredity*, **95**, 34-40
- Liker, A., Márkus, M., Vozár, Á., Zemankovics, E. & Rózsa, L. 2001. Distribution of *Carnus hemapterus* in a starling colony. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 574-580.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae*. Editio Decima, Reformata.
- Loye, J. E. & Carroll, S. P. 1991. Nest ectoparasite abundance and cliff swallow colony site selection, nestling development, and departure time. In: Loye, J. E. & Zuk, M (eds.). *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour*. Oxford University Press, Oxford, pp. 222-241.
- Lyal C. H. C. 1985. Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to lice (Psocodea: Phthiraptera). *Systematical Entomology*, **10**, 145–165.
- Madge, S. & Burn, H. 1993. *Crows and Jays: A Guide to the Crows, Jays and Magpies of the World*. Helm Information, Sussex.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M. & Shad, G.A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology*, **68**, 131-133.
- Marshall, A. G. 1981. *The Ecology of Ectoparasitic Insects*. Academic Press, London, N.Y.
- Martin, T. E. & Clobert, J. 1996. Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: a possible role for humans? *American Naturalist*, **147**, 1028-1046.
- Martin, T. E., Møller, A. P., Merino, S. & Clobert, J. 2001. Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **98**, 2071-2076.
- Merkli, O., Bagyura, L. & Rózsa, L. 2004. Commensal insects inhabiting saker (*Falco cherrug*) nests in Hungary. *Ornis Hungarica*, **14**, 1-4.
- Mey, E. 1990. Eine neue ausgestorbene Vogel-Ishnocere von Neuseeland, *Huiacola extinctus* (Insecta, Phthiraptera). *Zoologischer Anzeiger*, **224**, 49-73.
- Møller, A. P. 1987. Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, **35**, 819-832.
- Møller, A. P. 1990. Parasites and sexual selection: current status of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, **31**, 319–328.

- Møller, A. P. & Erritzøe, J. 1996. Parasite virulence and host immune defence: Host immune response is related to nest re-use in birds. *Evolution*, **50**, 2066-2072.
- Møller, A. P., Erritzøe, J. & Saino, N. 2003. Seasonal changes in immune response and parasite impact on hosts. *American Naturalist*, **161**, 657-671.
- Møller, A. P., Merino, S., Brown, C. R. & Robertson, R. J. 2001. Immune defense and host sociality: A comparative study of swallows and martins. *American Naturalist*, **158**, 136-145.
- Møller, A. P. & Saino, N. 2004. Immune response and survival. *Oikos*, **104**, 299-304.
- Mooers, A. Ø. & Møller, A. P. 1996. Colonial breeding and speciation in birds. *Evolutionary Ecology*, **10**, 375-385.
- Morwood, M. J., Soejono, R. P., Roberts, R. G., Sutikna, T., Turney, C. S. M. , Westaway, K. E. , Rink, W. J., Zhao, J.- x., van den Bergh, G. D. , Rokus Awe Due, Hobbs, D. R., Moore, M. W., Bird, M. I. & Fifield, L. K. 2004. Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature*, **431**, 1087-1091
- Moyer, B. R. & Clayton, D. H. 2003. Avian defenses against ectoparasites. Pp. 243-259 in H. F. van Emden and M. Rothschild (eds) *Insect and Bird Interactions* Andover, U.K.: Intercept.
- Moyer, B. R., Drown, D. M. & Clayton, D. H. 2002. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos*, **97**, 223-228.
- Moyer, B. R., Rock, A. N. & Clayton, D.H. 2003. An experimental test of the importance of preen oil in rock doves (*Columba livia*). *Auk*, **120**, 490-496.
- National Research Council. 1992. *Biologic markers in immunotoxicology*. National Academy Press, Washington.
- Oniki, Y. & Butler, J.F. 1989. The presence of mites and insects in the gut of two species of chewing lice (*Myrsidea* sp. and *Philopterus* sp., Mallophaga) accident or predation? *Revista Brasileira de Biologia*, **49**, 1013-1016.
- Page, R. D. M., Lee, P. L. M., Becher, S. A., Griffiths, R. & Clayton, D. H. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 276-293.
- Page, R., D., M., Price, R. D., Hellenthal, R. A. 1995. Phylogeny of *Geomydoecus* and *Thomomydoecus* pocket gopher lice (Phthiraptera: Trichodectidae)

- inferred from cladistic analysis of adult and first instar morphology. *Systematic Entomology*, **20**, 129-143.
- Pap, P. L., Tokolyi, J. & Szép, T. 2005 Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis*, **147**, 169-175.
- Paterson, A. M., Palma, R. L. & Gray, E. R. 1999. How frequently do avian lice missing the boat? Implications for coevolutionary studies. *Systematic Biology*, **48**, 214-223.
- Paterson, A. M., Wallis, G. P., Wallis, L. J. & Gray, R. D. 2000. Seabird and louse coevolution: Complex histories revealed by 12S rRNA sequences and reconciliation analyses. *Systematic Biology*, **49**, 383-399.
- Patton, J. L. & Smith, M. F. 1990. Evolutionary dynamics of the pocket gopher *Thomomys bottae*, with emphasis on California populations. *University of California Publications in Zoology*, **123**, 1-161.
- Ploeger, H. W. 1994. Comments on Poulin, R. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, **24**, 919-920.
- Ploeger, H. W. 1996. More "misconceptions" about the measurement of aggregation. *International Journal for Parasitology*, **26**, 223-226.
- Poiani, A. 1992. Ectoparasitism as a possible cost of social life: a comparative analysis using Australian passerines (Passeriformes). *Oecologia*, **92**, 429-441.
- Potti, J. & Merino, S. 1995. Louse loads of pied flycatchers: effects of host's sex, age, condition and relatedness. *Journal of Avian Biology*, **26**, 203-208.
- Poulin, R. 1991. Group-living and infestation by ectoparasites in passerines. *Condor*, **93**, 418-423.
- Poulin, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, **23**, 937-944.
- Poulin, R. 1995. Misconceptions about the measurement of aggregation: a reply to Ploeger. *International Journal for Parasitology*, **25**, 863-864.
- Poulin, R. 1995. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*, **65**, 283-302.
- Poulin, R. 1996. Measuring parasite aggregation: defending the index of discrepancy. *International Journal for Parasitology*, **26**, 227-229.

- Poulin, R. 1996. Patterns in the evenness of gastrointestinal helminth communities. *International Journal for Parasitology*, **26**, 181-186.
- Poulin, R. 1997a. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. *Oecologia*, **111**, 375-380.
- Poulin, R. 1997b. Covariation of sexual size dimorphism and adult sex ration in parasitic nematodes. *Biological Journal of the Linnaean Society*, **62**, 567-580.
- Poulin, R. & Morand, S. 2000. Testes size, body size and male-male competition in acanthocephalan parasites. *Journal of Zoology*, **250**, 551-558.
- Poulin, R. & Morand, S. 2004. *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 216 p.
- Price, P. V. 1980. Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton.
- Price, R. D. 1975. The *Gemydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) of the Southeastern USA pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **77**, 61-65.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1975a. A reconsideration of *Geomydoecus expansus* (Duges) (Mallophaga: Trichodectidae) from the yellow-faced pocket gopher (Rodentia: Geomyidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **48**, 33-42.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1975b. A review of the *Geomydoecus texanus* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Geomys* and *Pappogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **12**, 401-408.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1976. The *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the hispid pocket gopher (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **12**, 695-700.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1979. A review of the *Geomydoecus tolucae* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae), based on qualitative and quantitative characters. *Journal of Medical Entomology*, **16**, 265-274.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1980a. The *Geomydoecus oregonus* complex (Mallophaga: Trichodectidae) of the Western United States pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **82**, 25-38.

- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1980b. The *Geomydoecus neocopei* complex (Mallophaga: Trichodectidae) of the *Thomomys umbrinus* pocket gophers (Rodentia: Geomyidae) of Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **53**, 567-580.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1980c. A review of the *Geomydoecus minor* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **17**, 298-313.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1981a. A review of the *Geomydoecus californicus* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **18**, 1-23.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1981b. Taxonomy of the *Geomydoecus umbrini* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from *Thomomys umbrinus* (Rodentia: Geomyidae) in Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, **74**, 37-47.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1988a. A new species of *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from *Pappogeomys* (Rodentia: Geomyidae) pocket gophers in Jalisco, Mexico. *Journal of Entomological Science*, **23**, 212-215.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1988b. *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the Central American pocket gophers of the subgenus *Orthogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **25**, 331-335.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1989a. *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from *Pappogeomys* and *Zygogeomys* pocket gophers (Rodentia: Geomyidae) in Central Mexico. *Journal of Medical Entomology*, **26**, 385-401.
- Price, R. D. & Hellenthal, R. A. 1989b. *Geomydoecus bulleri* complex (Mallophaga: Trichodectidae) from Buller's pocket gopher *Pappogeomys bulleri* (Rodentia: Geomyidae), in Westcentral Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, **82**, 279-285.
- Price, R. D., Hellenthal, R. A. & Hafner, M. S. 1985. The *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the Central American pocket gophers of the subgenus *Macrogeomys* (Rodentia: Geomyidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **87**, 432-443.
- Price, R. D., Hellenthal, R. A. & Palma, R. L. 2003. World Checklist of Chewing Lice with Host Associations and Keys to Families and Genera. In: Price R. D., Hellenthal R. A., Palma R. L., Johnson K. P. & Clayton D. H.: The Chewing

- Lice: World Checklist and Biological Overview. INHS Special Publication 24. Illinois Natural History Survey, Illinois, USA.
- Purvis, A. & Rambaut, A. 1994. Comparative Analysis by Independent Contrasts (CAIC), version 2. Oxford University.
- Purvis, A. & Rambaut, A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): An Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Applications in Bioscience*, **11**, 247-251.
- Ranta, E., Laurila, A. & Elmberg, J. 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size. *Oikos*, **70**, 313-321.
- Rasnitsyn, A. P. & Zherikhin, V. V. 1999. First fossil chewing louse from the lower Cretaceous of Baissa, Transbaikalia (Insecta, Pediculida = Phthiraptera, Saurodectidae fam. n.). *Russian Entomological Journal*, **8**, 253–255.
- Read, A. F., Anwar, M., Shutler, D., & Nee, S. 1995a. Sex allocation and population structure in malaria and related parasitic protozoa. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **260**, 359-363.
- Read, A. F., Narara, A., Nee, S., Keymer, A. E. & Day, K. P. 1995b. Gametocyte sex ratios as indirect measures of outcrossing rates in malaria. *Parasitology*, **104**, 387-395.
- Reed, D. L. & Hafner, M. S. 2002. Phylogenetic analysis of bacterial communities associated with ectoparasitic chewing lice of pocket gophers: a culture-independent approach. *Microbial Ecology*, **44**, 78–93.
- Reed, D. L., Smith, V. S., Hammond, S. L., Rogers, A. R. & Clayton, D. H. 2004. Genetic analysis of lice supports direct contact between modern and archaic humans. *PLOS Biology*, **2(11)**, e340.
- Rékási, J. 1973. [Mallophaga of birds in Hungary. I.] (in Hungarian) *Parasitologia Hungarica*, **6**, 215-238.
- Rékási, J. 1978. Die Federling-Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums. I. *Parasitologia Hungarica*, **11**, 107-112.
- Rékási, J. 1998. Description of a new species of feather lice (Mallophaga) *Philopterus hungaricus* sp.n. from the wall creeper (*Tichodroma muraria* L., 1766) with additional notes on the description of *Menacanthus tichodromae* Rekasi, 1995. *Aquila*, **103–104**, 73–85.
- Rékási, J. 1984. [The Mallophaga collection of the Mátra Museum I.] (in Hungarian). *Folia Historio-Naturalia Musei Matraensis*, **9**, 23-47.

- Rékási, J. 1986. [Feather lice of Hungarian birds (Mallophaga). II.] (in Hungarian) *Parasitologia Hungarica*, **19**, 119-126.
- Rékási, J. 1991. The lice fauna of the Bátorliget Nature Reserves (Mallophaga) *The Bátorliget Nature Reserves - after forty years, 1990*. (ed S. Mahunka), pp. 323-331. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- Rékási, J. 1993. Data on the Mallophaga fauna of the Bükk National Park. *The fauna of the Bükk National Park*. (ed S. Mahunka), pp. 61-63. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- Rékási, J. & Kiss, J.B. 1977. Beiträge zur Kenntnis der Federlinge (Mallophaga) der Vögel Nord-Dobrudschas (Rumänien). *Parasitologia Hungarica*, **10**, 97-116.
- Rékási, J. & Kiss, J.B. 1980. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Federlinge (Mallophaga) von Vögel der Nord-Dobrudscha. *Parasitologia Hungarica*, **13**, 67-93.
- Rékási, J. & Kiss, J.B. 1984. Weitere Angaben zur Kenntnis der Federlinge (Mallophaga) der Vögel Nord-Dobrudschas (Rumänien) II. *Parasitologia Hungarica*, **17**, 97-117.
- Rékási, J., Rózsa, L. & Kiss, J. B. 1997. Patterns in the distribution of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*, **28**, 150–156.
- Rogers, C. A., Robertson, R. J. & Stutchbury, B. J. 1991. Patterns of parasitism by *Protocalliphora sialia* on tree swallow nestlings. *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour* (eds J.E. Loye & M. Zuk), pp. 123-139. Oxford University Press, Oxford.
- Rohde, K. 1991. Intra- and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *Oikos*, **60**, 91-104.
- Rothschild, M & Clay, T. 1952. *Fleas, flukes and cuckoos. A study of bird parasites*. Collins, London, U.K.
- Rózsa, L. 1993a. Speciation patterns of ectoparasites and "straggling" lice. *International Journal for Parasitology*, **23**, 859–864.
- Rózsa, L. 1993b. An experimental test of the site-specificity of preening to control lice in feral pigeons. *Journal of Parasitology*, **79**, 968–970.
- Rózsa, L. 1990. The ectoparasite fauna of feral pigeon populations in Hungary. *Parasitologia hungarica*, **23**, 115-119.
- Rózsa, L. 1993a. Speciation patterns of ectoparasites and "straggling" lice. *International Journal for Parasitology*, **23**, 859-864.

- Rózsa, L. 1993b. An experimental test of the site-specificity of preening to control lice in feral pigeons. *Journal of Parasitology*, **79**, 968-970.
- Rózsa, L. 1997a. Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology*, **28**, 249-254.
- Rózsa, L. 1997b. Wing feather mite (Acari: Proctophyllodidae) abundance correlates with body mass of Passerine hosts: a comparative study. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 1535-1539.
- Rózsa, L. 1997c. Adaptive sex-ratio manipulation in *Pediculus humanus capitis*: possible interpretation of Buxton's data. *Journal of Parasitology*, **83**, 543-544.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. & Majoros, G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **86**, 228-232.
- Rózsa, L., Rékási, J. & Reiczigel, J. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, **65**, 242-248.
- Rudolph, D. 1982. Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. *Journal of Insect Physiology*, **28**, 111-121.
- Seibold, I. & Helbig, A. J. 1995. Evolutionary history of New and Old World vultures inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **350**, 163-178.
- Sheldon, F. H. & Winkler, D. W. 1993. Intergeneric phylogenetic relationships of swallows estimated by DNA-DNA hybridization. *Auk*, **110**, 798-824.
- Shields, W. M. & Crook, J. R. 1967. Barn swallow coloniality: a net cost for group breeding in the Adirondacks? *Ecology*, **68**, 1373-1386.
- Shumilo, R. P. & Lunkashu, M. I. 1972. [Mallophaga from wild terrestrial birds of the Dnester-Prut region.] Moldavian Academy of Sciences, Kishinau, Moldavia.
- Sibley, C. G. & Monroe, B. L. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven and London.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990. Phylogeny and classification of birds. Yale University Press, New Haven.
- Smith, V. S. 2001. Avian Louse Phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera) A cladistic study based on morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **132**, 81-144.

- Smits, J. E., Bortolotti, G. R. & Tella, J. L. 1999. Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology*, **13**, 567-572.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Soler, J. J., Møller, A. P., Soler, M. & Martínez, J. G. 1999. Interactions between a brood parasite and its host in relation to parasitism and immune defence. *Evolutionary Ecology Research*, **1**, 189-210.
- Southwood, T. R. E. 1978. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, London.
- Tella, J. L., Bortolotti, G. R., Dawson, R. D. & Forero, M. G. 2000. The T-cell mediated immune response and return rate of fledgling American kestrels are positively correlated with parental clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **267**, 891-895.
- Tella, J. L., Scheuerlein, A. & Ricklefs, R. E. 2002. Is cell-mediated immunity related to the evolution of life-history strategies in birds? *Proceedings of the Royal Society of London B*, **269**, 1059-1066.
- ter Hofstede, H. M., Fenton, M. B. & Whitaker, J. O. 2004. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, **82**(4), 616-626.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago and London
- Timm, R. M. & Price, R. D. 1979. A new species of *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the Texas pocket gopher, *Geomys personatus* (Rodentia: Geomyidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **52**, 264-268.
- Timm, R. M. & Price, R. D. 1980. The taxonomy of *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the *Geomys bursarius* complex (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Medical Entomology*, **17**, 126-145.
- Tompkins D. M. & Clayton D. H. 1999. Host resources govern the specificity of swiftlet lice: Size matters. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 489-500.
- vanBaalen, M., Sabelis, M. W. & vanBaalen, M. 1995. The dynamics of multiple infection and the evolution of virulence. *American Naturalist*, **146**, 881-910.
- Wakelin, D. 1996. *Immunology to parasites*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Walther, B. A., Cotgreave, P., Price, R. D., Gregory, R. D. & Clayton, D. H. 1995. Sampling effort and parasite species richness. *Parasitology Today*, **11**, 306-310.
- Wheeler, T.A. & Threlfall, W. 1986. Observations on the ectoparasites of some Newfoundland passerines (Aves: Passeriformes). *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 630-636.
- Whiting, M. F., Carpenter, J. C., Wheeler, Q. D. & Wheeler, W. C. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **46**, 1–68.
- Yoshizawa, K. & Johnson, K. P. 2003. Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta : Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**, 102–114.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.

3. Metodikai fejlesztések

3.1. Parazitás fertőzések kvantitatív elemzése¹⁴

3.1.1. Bevezetés

Az alábbiakban a gazdákról gyűjthető egyetlen parazitafaj előfordulásának mennyiségi jellemzését tárgyaljuk. Több parazitafaj előfordulásának együttes jellemzése további problémákat vetne fel.

A parazitás fertőzések hatásait elemző kutatók számára leggyakrabban hozzáférhető és elemezhető adat a prevalencia. Igen gyakori, hogy a magasabb prevalenciát mutató gazda-populációt általában „fertőzöttebb” és a „parazitás nyomásnak” jobban kitett populációnak tekintik. A prevalencia ilyen általános fertőzöttségi mutatóként való interpretálása rendszeresen előfordul még a legnagyobb természettudományos lapokban (pl. *Nature*, *Science*) is (lásd pl. Hamilton & Zuk 1982; Moore & Wilson 2002).

Aki nemcsak a fertőzött egyedek gazdapopuláción belüli arányára, hanem a paraziták mennyiségére is kíváncsi, az intenzitás vagy abundancia értékekkel számol. Az előbbi a fertőzött gazdaegyeden élő azonos fajú paraziták egyedszáma, míg az utóbbi bármely (akár nem-fertőzött) gazdaegyeden élő azonos fajú paraziták egyedszáma (intenzitás > 0 és abundancia ≥ 0). A parazita ökológia terminológiai alapjait megalapozni hivatott ajánlások a fertőzés jellemzésére az átlagos intenzitás vagy az átlagos abundancia (aritmetikai átlag) használatát javasolják (Margolis *et al.* 1982; Papp 1987; Bush *et al.* 1997).

Az átlagos intenzitás vagy az átlagos abundancia minták közti összehasonlítására parametrikus tesztek (Student *t*-tesztet vagy ANOVA-t) használhatnánk, csak hogy a parazita populációk erősen aggregált eloszlást mutatnak (Crofton 1971), e tesztek előfeltételei tehát nem teljesülnek. Ezért a parazitológusok gyakran nem-parametrikus próbákat, pl. Mann-Whitney *U*-tesztet vagy Kruskal-Wallis tesztet alkalmaznak. Ezek ún. „eloszlás-független” tesztek, csak hogy nem az átlagot hasonlítják össze, hanem a mediánt, bár azt is csak akkor, ha speciális feltételek teljesülnek. A parazitológusok tehát terminológiai ajánlásokat

¹⁴ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rózsa L., Reiczigel J. & Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **86**, 228-232.

követve az átlagos intenzitásról (abundanciáról) írnak, miközben a medián intenzitásokat (abundanciákat) elemzik. Lássuk az alábbi hipotetikus példát:

A minta: 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 50;

B minta: 1, 1, 2, 2, 2, 2, 3, 3, 4, 10.

Ebben az esetben az intenzitás átlaga **A** mintában nagyobb, mint **B**-ben (átlagok: 6, 3), míg egy Mann-Whitney *U*-teszt látszólag megmutatja, hogy az intenzitás mediánja (mediánok: 1, 2) szignifikánsan alacsonyabb **A** mintában mint **B**-ben.

De ez is csak egy félrevezető látszat. Valójában a Mann-Whitney *U*-teszt csak akkor tájékoztat a mediánok eltéréséről, ha teljesül speciális feltétele, a gyakorisági eloszlások azonos alakja. Ilyenkor lényegében azt vizsgáljuk, hogy az azonos alakú eloszlások egymáshoz képest eltolt helyzetben vannak-e a számegyenesen. Ha ez a feltétel nem teljesül, akkor a teszt nem az eloszlások mediánjait, hanem csak a rangösszegeit hasonlítja össze. A rangösszegek viszont szokatlanul viselkedhetnek. Vegyük az alábbi hipotetikus mintákat:

A minta: 2, 3, 9,

B minta: 4, 5, 7,

C minta: 1, 6, 8.

A rangösszegeket elemezve meglepve tapasztaljuk, hogy:

$$\mathbf{A < B < C < A}$$

Nagyobb minták esetén ez a körkörös viszony csupa szignifikáns különbséget is takarhat.

Elterjedt parazitológiai gyakorlat tehát az átlagokról beszélni, látszólag a mediánokat összehasonlítani, valójában pedig a rangösszegeket elemezni, amelyek fenti meglepő viselkedési sajátossága (a körkörös alárendeltség lehetősége) a szerzők és az olvasók számára egyaránt ismeretlenek.

Gyakran felmerülő alternatíva az adatok $\log X$ – vagy $\log(X+1)$ – transzformálása, hogy azok normális eloszlást mutassanak. Ezután parametrikus tesztek alkalmazhatók a transzformált adatokon. Ilyenkor az elemzés a geometriai átlagra (ez a log-transzformált adatok átlagának az eredeti skálára vissza-transzformált értéke) vonatkozik. Csakhogy az erősen aggregált parazita eloszlások rendszerint a transzformáció után is aggregáltak maradnak – amit sok szerző nem ellenőriz – és ekkor a parametrikus tesztek alkalmazása továbbra sem megalapozott.

Mit tegyünk tehát, ha a fertőzöttség mértékét akarjuk leírni egy mintára vonatkozóan, vagy összehasonlítani több minta között? Jelen fejezet e kérdésre

keres választ. Válaszaink elkerülik a matematikai buktatókat, ugyanakkor összhangban vannak a terminológiai útmutatókkal Margolis *et al.* 1982; Papp 1987; Bush *et al.* 1997).

3.1.2. Az egyes mérőszámok tulajdonságai és interpretációja

A fenti okfejtés rejtett buktatója, hogy a szerzők az alapján választották ki a minták jellemzésére alkalmazott indexeket (pl. medián, geometriai átlag), hogy milyen statisztikai tesztet tudnak alkalmazni az elterjedt statisztikai programcsomagok segítségével. Csakhogy a matematikai statisztika sokat fejlődött a közelmúltban – elsősorban a számítógép-intenzív eljárások terjedése folytán – és ezért ma sokkal szabadabb döntési lehetőségeink vannak.

Célszerű tehát előbb átgondolni az egyes mérőszámok (indexek, leíró statisztikák) biológiai jelentését, interpretációját, figyelembe venni az egyes indexek alapvető tulajdonságait, és ezek alapján kiválasztani az elemzésre kerülő indexeket. Ha ez megtörtént, csak azután kell kiválasztani az adott index elemzésére legalkalmasabb statisztikai eljárást.

Egyetlen minta fertőzöttségének jellemzésekor nyilvánvalóan meg kell adnunk a gazda egyedszámot (N) és a prevalenciát (%). Ezután több lehetőségünk nyílik a fertőzöttség mértékének jellemzésére: átlagos intenzitás, átlagos abundancia, medián intenzitás, medián abundancia, intenzitás geometriai átlaga és az abundancia geometriai átlaga. A szakirodalomban körülnézve azt tapasztaljuk, hogy mindegyik index használatos, és nagyrészt a szokásjog dönti el, hogy ki melyiket választja. A legtöbb szerző az átlagos intenzitás \pm szórás értékeket adja meg. De mit is jelent pl. az az állítás, hogy „a fertőzöttség átlaga = 5 ± 10 ”? Azt jelenti, hogy a fertőzöttség negatív érték is lehet? Ez nem mondvacsinált probléma, hanem a parazitológiai publikációkban igen adatközlési mód¹⁵.

Általában kedvező intenzitást választani az abundancia helyett. A minta nem-fertőzött hányadát már jellemeztük a prevalencia közlésekor. Ezután az intenzitás egy indexének megadása a prevalenciától független információt közöl. Ezzel szemben az abundancia valamely indexe a prevalenciával részben átfedő

15 Az ISI Web of Science-ben a (parasit* and intensity and SD) kulcsszavakra keresve könnyen gyűjthető egy-két tucatnyi olyan dolgozat, mely a absztraktban megadja a mean intensity \pm SD értékeket. Azonban jóval több dolgozat csak a cikk szövegében közli ezeket. Ez az adatközlési mód nem kizárólag a régi cikkekben fordul elő, a 2000-es években is gyakori.

információt közöl. A sok zéró érték miatt ráadásul az abundancia értéke aggregáltabb, és statisztikailag nehezebben kezelhető (pl. tágabb a konfidencia intervalluma).

Másrészt gyakran kedvező lehet átlagot használni medián helyett. Egyik előnye, hogy szükség esetén az abundancia átlaga könnyen kiszámolható az intenzitás átlagából (ha a prevalencia ismert), viszont a mediánok esetében ez nem lehetséges. További előny, hogy az átlagos intenzitás (vagy abundancia) várható értéke nem függ a minta-elemszámtól, a medián értékeké viszont igen (Gregory & Woolhouse 1993; Fulford 1994). A mintaelemszám, prevalencia és az átlagos intenzitás közlésével tehát egymástól független információkat közlünk a minta fertőzöttségéről. Az átlagok használatának hátránya viszont, hogy az erősen aggregált mintákban értékük nagymértékben egyetlen (vagy alig néhány) gazdaegyed véletlen sorsától függ¹⁶. Az átlag becslésének bizonytalansága erősen aggregált minták esetén rendkívül nagy lehet.

Ezzel szemben a mediánok használata esetén indokolt lehet a medián intenzitást és medián abundanciát egyaránt megadni, mivel egyik a másiktól nem számítható. Mind a medián intenzitás, mind pedig a medián abundancia várható értékét befolyásolja a mintaelemszám (Gregory & Woolhouse 1993; Fulford 1994). Pl. ha a prevalencia kisebb 50%-nál, akkor a medián abundancia értéke definíció szerint nulla. A medián intenzitás és medián abundancia tehát a prevalenciával részben (néha egészben) átfedő információt hordoz. A medián értékek használatának előnye, hogy nem függenek az extrém szélsőértékek torzító hatásától.

A geometriai átlag kevésbé érzékenyek az extrém szélsőértékek zavaró hatására, csak hogy várható értéküket befolyásolja a mintaelemszám és a prevalencia (Fulford 1994).

Lényeges kérdés, hogy van-e a fertőzöttség átlagának, mediánjának, illetve geometriai átlagának egyszerű biológiai interpretációja. Az átlag egyszerűen a paraziták egyedszámára utal. Ha a mintaelemszám (N) és a prevalencia (%) ismert, akkor az átlagos intenzitás vagy abundancia pontosan megadja a mintában fellelt parazita egyedszámot. A medián intenzitás vagy abundancia viszont a

¹⁶ Így pl. a Rékási József által 39 fertőzött tőkércéről gyűjtött mintegy 2700 *Anaticola crassicornis* tolltetű 88%-a egyetlen gazdaegyedről származott. Nyilvánvaló, hogy a fertőzöttség (abundancia vagy intenzitás) átlaga elsősorban attól függ, hogy a nagyon ritka nagyon fertőzött példányok éppen belekerülnek-e a mintába sem. Az értékek tehát alig közölnek információt a minta egészéről.

gazdaegyedek fertőzöttségének jellemző szintjét adja meg. Az intenzitás vagy abundancia geometriai átlaga viszont nem mindig értelmezhető ilyen egyszerű biológiai fogalmakkal. Tulajdonképpen csak akkor van biológiai értelme, ha az adott mérték ábrázolására a logaritmus-skála használata indokolt. Nem közöl pontos információt sem a paraziták mennyiségéről, sem a fertőzöttség jellegzetes szintjéről. A fertőzöttség geometriai átlaga gyakran csak a matematikai problémák megkerülését szolgáló mesterséges konstrukció.

Természetesen az adatközlés legteljesebb formája a paraziták gazdaegyedek közti gyakorisági eloszlásának megadása volna, pl. egy táblázatban vagy ábrában. A legtöbb esetben azonban ez a nagy helyigénye miatt nem lehetséges. Ilyenkor úgy kell választanunk az indexek (leíró statisztikák) közül, hogy publikációnk a lehető legtöbb információt tartalmazza a lehető legkevésbé redundáns módon.

3.1.3. Az adatközlés javasolható módja

Egy minta fertőzöttségének jellemzésekor elsőként meg kell adni a gazda egyedszámot és a prevalenciát (N) (%). Célszerű a prevalencia becslésének megbízhatóságát a 95%-os konfidencia intervallum megadásával jellemezni. Ezt többféleképpen is számítható, de Reiczigel (2003) szerint a Sterne-féle eljárás – ill. nagyon nagy mintaelemszám ($N > 1000$) esetén a módosított Wald-féle eljárás – adja a legszűkebb intervallumokat. Ezek, valamint a továbbiakban javasolt eljárások mindegyike felhasználó-barát formában is elérhetők a *Quantitative Parasitology* programcsomagunkban (Reiczigel & Rózsa 2005).

Adjuk meg az átlagos intenzitást a parazita egyedszám közlése céljából. A becslés bizonytalanságának jellemzésére ne használjuk a \pm szórás (\pm SD) adatokat, mert ennek csak normális eloszlás esetén volna értelme, ami a parazitológiai gyakorlatban soha nem fordul elő. Az Efron & Tibshirani (1993) nyomán számított bootstrap konfidencia intervallum alkalmas eszköz a becslés bizonytalanságának jellemzésére. A konfidencia intervallum számítását célszerű a 95%-os bizonyossághoz kötni. Szélsőségesen aggregált esetben ez persze rendkívül tág intervallumot ad¹⁷.

¹⁷ Az előző lábjegyzetben említett szélsőséges esetben pl. az intenzitás átlaga 69, ennek 95%-os bizonyosságot tükröző konfidencia intervalluma 8-310.

Ha van rá mód, egy intenzitás vagy abundancia hisztogram formájában közöljük a paraziták gyakorisági eloszlását is. Amennyiben ez nem lehetséges, adjuk meg a medián intenzitást, mint az eloszlás alakjának egyik jellemzőjét. A medián intenzitáshoz szintén adjuk meg annak 95%-os konfidencia intervallumát. Az eloszlás aggregáltságának mértékéül megadhatjuk a variancia/átlag hányadost, a tapasztalati eloszlást legjobban közelítő negatív binomiális eloszlás k kitevőjét (Bliss & Fisher 1953), vagy a diszkrepancia indexet (Poulin 1993). Ezek az aggregáltsági indexek meglehetősen hasonló jelentéssel bírnak.

3.1.4. A statisztikai hipotézisek tesztelése

Kettő vagy több minta fertőzöttségének összehasonlítása az alábbi statisztikai tesztekkel történhet.

A prevalencia értékek (a fertőzött egyedek aránya) χ^2 próbával vagy Fisher-féle egzakt próbával hasonlíthatók össze.

Az átlagos intenzitások összehasonlítására bootstrap teszt a legalkalmasabb, noha ennek statisztikai ereje¹⁸ az erősen aggregált eloszlások esetén igen szerény. Ez megmutatja, hogy melyik populáció fertőzött példányai hordoznak több parazitát. Az abundancia értékek hasonlóképpen elemezhetjük.

A paraziták gyakorisági eloszlásait összehasonlítva megtudhatjuk, hogy melyik populáció fertőzött példányai szoktak jellemzően több parazitát hordozni¹⁹. Egyszerűsített megközelítés nem az eloszlások egészének, hanem a mediánoknak az összehasonlítása Mood-féle medián teszttel. Az eloszlások egésze összehasonlítható pl. χ^2 próbával, vagy Fisher-féle egzakt teszttel, vagy rangszámokon alapuló próbákkal (Mann-Whitney U -próba és Kruskal-Wallis próba). Ha az eloszlások különböző alakúak (és rendszerint azok) akkor inkább randomizációs tesztek alkalmazhatók (pl. Thomas & Poulin 1997).

A legalkalmasabb eszköz e célra mégis inkább a 3.3. fejezetben említett sztochasztikus egyenlőség teszt.

¹⁸ Annak valószínűsége, hogy nem követünk el második fajta hibát, vagyis, hogy a két minta közt létező különbséget valóban ki tudjuk mutatni.

¹⁹ Ez az előbbi kérdésektől többé-kevésbé független kérdés. Paradoxnak tűnik, de az aggregáltság mértékének különbsége miatt lehetséges, hogy az egyik populációban a fertőzött példányokon összességében több parazita él, a másik populációban viszont a fertőzött gazdákon jellemzően több parazita szokott előfordulni.

Az aggregáltsági indexek összehasonlítására pillanatnyilag nincsenek alkalmas statisztikai eszközeink.

3.1.5. Melyik minta a fertőzöttebb?

E kérdésre nem válaszolhatunk egyetlen fertőzöttségi indexet összehasonlító egyetlen statisztikai teszttel, mert a fertőzöttség túl komplex mintázat ahhoz, hogy azt egyetlen mérőszámmal jellemezhessek. A különböző indexek a fertőzöttség más és más jellemzőjét ragadják ki, jelentésük lehet egymástól független, vagy többé-kevésbé egymással összefüggő, esetleg lehetnek minden biológiai jelentés nélküli mérőszámok is.

A fent jelzett 3 alapvető összehasonlítás egymástól viszonylag független tulajdonságokra vonatkozik (a fertőzött gazdák aránya, a paraziták mennyisége, ill. a fertőzöttség jellemző mértéke) ezért célszerű legalább ezt a 3 statisztikai tesztet elvégezni. Ha a fertőzöttség mindhárom alapvető szempontból szignifikánsan nagyobb egyik mintában, mint a másikban, akkor valóban azt mondhatjuk, hogy az egyik minta fertőzöttebb.

Bár e fejezet mondandója banálisnak tűnik, de mégsem általánosan elfogadott nézet. Legutóbb pl. a patinás *Journal of Parasitology* hasábjain ismertetett Neuhauser & Poulin (2004) egy új statisztikai tesztet, mely – a szerzők szerint – önmagában alkalmas két minta fertőzöttségének összehasonlítására, jobban mint az általunk ajánlott tesztek bármelyike. Noha az általuk is idézett cikkünkben mi éppen azt hangsúlyoztuk, hogy önmagában véve egyetlen javasolt teszt sem alkalmas erre.

3.1.6. A „parazitás nyomás” összehasonlítása minták között

A parazitológiai lapok terminológiai és metodikai gondjaitól eltérő problémákkal találkozhatunk az evolúciós és ökológiai lapok hasábjain. Itt igen gyakori, hogy szerzők a „fertőzöttséget”, „parazitáltságot”, „parazitás nyomást” vagy más efféle, ködösített és meghatározatlan dolgot kívánnak a gazdafajok vagy populációk közt összehasonlítani, és mindezt gyakran a sokfajú parazita együttesek közös hatására értelmezve. E célra néha egyszerűen a prevalencia adatokat használják, ami a prevalencia jelentésének gyakran előforduló félreértelmezése. Hiszen ha a szelekciós nyomás létrejöttének minden feltétele adott, és a két minta közt minden más változó értéke egyforma, akkor inkább a kisebb prevalencia jelent nagyobb szelekciós nyomást, mert itt ugyanannyi parazita a gazdapopuláció kisebb hányadán

sűrűsödve nagyobb különbségeket hoz létre. Máskor a sejtes immunválasz működésével kapcsolatos szervek (lép, Fabricius-féle tömlő) méretét elemzik, megint máskor egy testidegen fehérje bejuttatásával kiváltott gyulladásos válaszreakció méretét elemzik, mint pl. e dolgozat 2.6. fejezete.

Mit is jelenthet a faj vagy a populáció, illetve az ezeket reprezentáló minta „parazitáltsága”? Nagyon sokféle, és nagyon különböző dolgot. Felsorolok néhányat:

1. Jelentheti a paraziták jelenlegi elterjedését a gazdapopulációban. Ez elsősorban a parazita-ökológusok és epidemiológusok számára érdekes, prevalenciával fejezzük ki;
2. Jelentheti a paraziták közelmúltbeli elterjedését a gazdapopulációban. Szintén főként a parazita-ökológusok és epidemiológusok számára érdekes, szeroprevalenciával²⁰ fejezzük ki;
3. Jelentheti a paraziták egyedszámát. Elsősorban a parazita-ökológusok számára fontos, számszerűsíthető pl. mint átlagos abundancia vagy intenzitás;
4. Jelentheti a fertőzést okozó parazita-együttesek fajgazdagságát vagy taxonómiai változatosságát. Parazita-ökológiában fontos szempont, kifejezhető pl. a fertőzések faj-gazdagságaként vagy génusz-gazdagságaként;
5. Jelentheti a fertőzések patogenitását, ez főként orvosi és állatorvosi szempontból fontos, jellemezhető pl. morbiditási és mortalitási rátákkal;
6. Jelentheti a fertőzések által a gazdapopulációra kifejtett szelekciós nyomást. A gazdaállatok evolúciós vizsgálatának egyik fontos tárgya. Közvetlenül rendszerint nem mérhető, de valószínűleg erősen befolyásolja a parazita virulenciája²¹. Durva leegyszerűsítésben tehát a nagyobb virulencia esetén a gazdákra ható nagyobb szelekciós nyomást feltételezünk.
7. Végül jelentheti a fertőzések által a gazdapopulációra a múltban kifejtett szelekciós nyomást. Ez is a gazdaállat-evolúciós vizsgálatok fontos tárgya, közvetlenül nem mérhető. Mikor azt mérjük, hogy egy faj mekkora arányban allokálja erőforrásait a fertőzések elleni védelembe (pl. a megfelelő immun-szervek relatív méretével ezt becsüljük) akkor tulajdonképpen azt vizsgáljuk, hogy az adott faj a múltban milyen erőforrás-megosztási (allokációs) optimumra szelektálódott.

20 Szeroprevalencia az adott kórokozófajjal szemben specifikus immunválasz szerológiai nyomait mutató egyedek aránya a populációban. Ezek az egyedek tehát fertőzöttek voltak, esetleg a jelenben is fertőzöttek.

21 A virulencia a kórokozó képessége a gazda túlélési és szaporodási esélyeinek csökkentésére.

A gazda-parazita evolúciós-ökológiai irodalomban a „parazitáltság” ködösített fogalma mögött e jelentések szinte kibogozhatatlanul keverednek. Meghökkenítő, hogy e fogalmi zavar közepette gyakran olyan módszerek is remekül beválnak, melyek – első látásra legalábbis úgy tűnik – elvileg nem is működhetnének.

3.2. A parazita zsúfoltság²²

3.2.1. Bevezetés

A klasszikus parazitológiai irodalom gyakran említette, hogy a paraziták környezetének gyakorlatilag egyetlen lényeges komponense a gazdaállat szervezete. Ezzel szemben Read (1951) „zsúfoltsági hatásról” írott cikke óta egyre gyakrabban jelennek meg tanulmányok, melyek azt elemzik, hogy, milyen hatással van a paraziták tulajdonságaira az azonos gazdaegyedben élő parazita fajtársak száma (tehát az infrapopuláció mérete). Béléreg fajokban a testméret negatív korrelációt mutat az infrapopuláció méretével, mind a köztigazdákban (Keymer 1981), mind pedig a végleges gazdákban (lásd pl. Roberts 1961; Shostak & Dick 1987). A féreg-testméret fajon belüli, sűrűségfüggő változatossága döbbenetes mértékű lehet; a különbség elérheti a 90-szeres mértéket (Szalay & Dick 1989). A testméret-különbségek gyakran befolyásolják egyes életmenet jellemzők, különösen a termékenység különbségeit is, ezért a termékenység szintén sűrűségfüggő lehet (Zervos 1988a; 1988b). Az infrapopuláció-méret befolyásolja az ivararányt is, pl. az élősködő protisztákban (Read *et al.* 1992; Read *et al.* 1995), fonálférgekben (Poulin 1997), buzogányfejűekben (Poulin & Morand, 2000; Sasal *et al.* 2000) és az élősködő ízeltlábúakban (Rózsa *et al.* 1996; Rózsa 1997c). Ezért a paraziták evolúciójának, ökológiájának és viselkedésének kutatói gyakran szembesülnek a zsúfoltság számszerűsítésének és statisztikai elemzésének kihívásával.

A zsúfoltság megegyezik az intenzitással (az infrapopuláció méretével), de a parazita szemszögéből értelmezve. Tehát a zsúfoltság egyenlő az intenzitással, ha egyetlen infrapopulációt számszerűsítünk. Viszont egy gazdapopuláció fertőzöttségének átlagos intenzitása nem egyenlő a rajta élő parazita-populáció átlagos zsúfoltságával. Az átlagos intenzitás ugyanis a gazdánkénti intenzitás

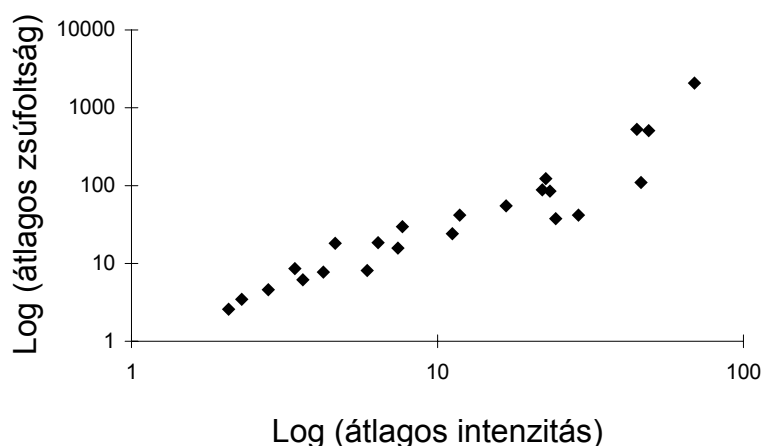
22 Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Reiczigel, J., Lang, Z., Rózsa, L. & Tóthmérész, B. 2004. Properties of crowding indices and statistical tools to analyze crowding data. *Journal of Parasitology*, **91**, 245-52. A társszerzőim által írott, kifejezetten matematikai részeket túlnyomórészt kihagytam.

értékek összege osztva a gazdák számával, ezzel szemben az átlagos zsúfoltság a parazita-egyedenkénti zsúfoltság értékek összege osztva a paraziták számával. Vegyünk két hipotetikus mintát szemléltetésül:

| | átlag (medián) intenzitás | átlag (medián) zsúfoltság |
|-------------------------|---------------------------------------|--|
| A minta: 4, 5, 6 | $\frac{4 + 5 + 6}{3} = 5 \text{ (5)}$ | $\frac{4 * 4 + 5 * 5 + 6 * 6}{4 + 5 + 6} = 5.13 \text{ (5)}$ |
| B minta: 1, 4, 7 | $\frac{1 + 4 + 7}{3} = 4 \text{ (4)}$ | $\frac{1 * 1 + 4 * 4 + 7 * 7}{1 + 4 + 7} = 5.5 \text{ (7)}$ |

E példában átlagosan nagyobb infrapopulációk élnek **A** minta gazdáin, de mégis a **B** minta átlagos parazitái élnek nagyobb infrapopulációkban. Ez a látszólagos ellentmondás annak következménye, hogy a két minta eltérő aggregáltságot mutat. Érdekes módon ugyanis az átlagos parazita egyed az átlagosnál nagyobb intenzitással fertőzött gazdán él, és ez az eltérés kifejezettebb akkor, ha a minta aggregáltsága is erőteljesebb.

A valóságos adatsorok azt sugallják, hogy az átlagos intenzitás többé-kevésbé összefügg az átlagos zsúfoltsággal. De az itt bemutatott adatok közt is vannak ellentmondásos helyzetek, mikor az egyik mintában nagyobb az átlagos intenzitás,



16. ábra. Madarak tetveinek mintáit elemezve látható az átlagos intenzitás és az átlagos zsúfoltság közti összefüggés (az adatok a Rózsa *et al.* 2000 és az abban citált további forrásokból származnak).

mint a másokban, míg az átlagos zsúfoltság esetében a különbség iránya fordított. Ezért mikor a zsúfoltság hatásait kívánjuk elemezni, akkor célszerű magát az átlagos zsúfoltságot használni, és nem helyettesíteni azt az átlagos intenzitással.

Hasonló megközelítést láthatunk a közösségi ökológia és a viselkedés-ökológia egyes területein (Lloyd 1967; Jarman 1974). A közösségökológusok mesterséges mintavételi egységeket (ún. kvadrátokat) használnak, szemben a parazitológusokkal, akik számára a gazdaegyed egy természetes mintavételi egységet alkot. A közösségökológiában Lloyd (1967) vezetett be két zsúfoltsági mérőszámot, az „átlagos zsúfoltság”-ot és az „átlagos igény”-t azzal a céllal, hogy aggregátsági mérőszámokat alkosson. Lloyd „átlagos zsúfoltság” indexe az azonos kvadrátban élő más fajtársak száma egyedenként átlagolva

$$m^* = \frac{\sum_{j=1}^N (X_j - 1)}{N}$$

ahol N az egyedszám és X_j ($j = 1, 2, \dots, N$) a j-edik egyeddel azonos kvadrátban élő fajtársak száma. Ez a megközelítés azt fejezi ki, hogy egy egyed nem „zsúfolja” önmagát, a zsúfoltsági hatások tehát egyedek közti interakciókban, pl. agresszió során alakulnak ki. Ezzel szemben az „átlagos igény” azon a feltevésen alapszik, hogy az egyedek akkor is „zsúfolják” önmagukat, ha egyedül vannak, tehát a zsúfoltsági hatások a környezeti erőforrások (pl. táplálék) korlátozott volta miatt alakulnak ki. Tehát az „átlagos igény” egyenlő a kvadrátonkénti egyedszámok egyedszámok szerint súlyozott átlagával. Egyetlen magányos egyedre vonatkoztatva Lloyd „átlagos zsúfoltság” indexe definíció szerint 0, míg „átlagos igény” indexe 1; és általánosságban az „átlagos igény” egyenlő „átlagos zsúfoltság” +1. Az „átlagos igény” indexe megegyezik a Jarman (1974) által Lloyd-tól függetlenül bevezetett „tipikus csoportméret” indexével, mely azt fejezi ki, hogy egy átlagos egyed mekkora csoportban él.

A két index bármelyike használható paraziták sűrűségfüggő tulajdonságainak elemzésére. Szükség lehet azonban a zsúfoltságnak más skálákon, pl. logaritmikus skála mentén való kifejezésére is. Ezért a továbbiakban a parazita zsúfoltságot az infrapopuláció méret (intenzitás) monoton növekvő függvényeként definiáljuk, ami speciális esetként foglalja magába a fenti definíciókat.

A közismert statisztikai eljárások egyike sem alkalmas zsúfoltság indexek elemzésére. Ezek ugyanis azon az előfeltevésen alapulnak, hogy az adatsorok

egymástól független adatokat tartalmaznak. A zsúfoltság adatsorok viszont nem ilyenek, mint azt az alábbi hipotetikus példán illusztráljuk:

gazda intenzitás értékek: 1, 2, 3

parazita zsúfoltság értékek: 1, 2, 2, 3, 3, 3

Vegyünk el az utolsó parazita egyedet, és lássuk a változásokat:

gazda intenzitás értékek: 1, 2, 2

parazita zsúfoltság értékek: 1, 2, 2, 2, 2

Vegyünk el az utolsó gazdaegysedet, és lássuk a változásokat:

gazda intenzitás értékek: 1, 2

parazita zsúfoltság értékek: 1, 2, 2

Tehát ha egyetlen parazita vagy gazda egyedet hozzáadunk vagy elveszünk, akkor az intenzitás adatsornak csak egyetlen tagja változik, míg a zsúfoltság adatsor több adata összerendezett módon, egyidejűleg változik meg. Tehát a zsúfoltság adatsor nem-független adatokból áll, feltéve, hogy az intenzitás adatok közt 1-nél nagyobb értékek is előfordulnak, ami a parazitológiai gyakorlatban természetes. Az alábbiakban leírjuk a zsúfoltság adatsorok néhány tulajdonságát, és az adatok nem-független jellegét kezelni képes statisztikai eljárásokat vezetünk a parazita zsúfoltság kezelésére.

3.2.2. A zsúfoltság kvantifikálása

Egyetlen parazita egyedre nézve a zsúfoltság értéke egyenlő az intenzitás értékével. Ezt adott helyzetekben hasznos lehet egy monoton növekvő függvény alapján transzformálni, de ez már alapvetően a kísérleti elrendezés vagy a megfigyelési adatok biológiai interpretációjának függvénye. Példa erre a logaritmus-transzformáció [$\text{zsúfoltság} = \ln(\text{intenzitás})$], mely a különbségek arányát, és nem azok abszolút értékeit tükrözi (tehát az 1 és 2 közti különbség azonos a 10 és 20 közti különbséggel), vagy a már említett Lloyd-féle „átlagos zsúfoltság” (ahol $\text{zsúfoltság} = \text{intenzitás} - 1$).

Többféle zsúfoltság-indexet alkothatunk egy parazita populáció vagy az abból vett minta egyedenkénti zsúfoltság-értékeiből. Technikai okok miatt azonban

hátrányos volna pl. a medián zsúfoltság használata. Az erősen aggregált parazita eloszlások esetén ugyanis a medián zsúfoltság gyakran egyenlő a maximális zsúfoltsággal, pl.:

1, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 2, 2, 3, 4, 20 (átlagos intenzitás=3,25)

Ebben a mintában 39 parazita egyed szerepel, átlagos zsúfoltsága = 11,36, míg medián zsúfoltsága = 20. A medián érték tehát gyakran egyetlen (a legfertőzöttebb) gazdaegyed fertőzöttségének mértékétől függ, ami drámaian csökkenti a mintából számított becslés megbízhatóságát, ezért inkább az átlagos zsúfoltság használata ajánlható. Az átlagos zsúfoltság P számú parazitát tartalmazó populációra vagy mintára

$$\text{átlagos } C = \frac{\sum_{j=1}^P c_j}{P},$$

ahol c_j jelöli j -edik parazita zsúfoltságát.

Az átlagos zsúfoltság mérőszáma néhány paradoxnak tűnő tulajdonságot is mutat. Így pl. ha bizonyos gazdaegyedeken növeljük a paraziták egyedszámát, akkor előfordulhat, hogy az átlagos zsúfoltság csökken, és megfordítva. Illusztrációként tekintsünk egy gazdapopulációt, amely mindössze három egyedből áll:

intenzitás: 1; 2; 10:

átlagos intenzitás = 4,33;

átlagos zsúfoltság = $(1 \cdot 1 + 2 \cdot 2 + 10 \cdot 10) / (1 + 2 + 10) = 8,077$

Adjunk most egy parazita egyedet a második gazda fertőzöttségéhez, ekkor:

intenzitás: 1; 3; 10:

átlagos intenzitás = 4,66;

átlagos zsúfoltság = $(1 \cdot 1 + 3 \cdot 3 + 10 \cdot 10) / (1 + 3 + 10) = 7,857$

tehát az átlagos zsúfoltság csökkent.

E fejezet alapjául szolgáló, és a lábjegyzetben citált cikkünkben matematikus társszerzőim kidolgozták a

- konfidencia-intervallum számításának módját *bias-corrected and accelerated (BCa) bootstrap* eljárással;
- 1-mintás statisztikai teszt számítását a konfidencia-intervallum számítás eljárásának módosításával;
- 2-mintás statisztikai teszt számítását szintén a konfidencia-intervallum számítás eljárásának módosításával;
- valamint valós parazitológiai minták adatainak felhasználásával elemezték e tesztek megbízhatóságát.

Ezek a matematikai részletek megtalálhatók hivatkozott cikkünkben, de a jelen fejezetben részletes ismertetésüktől itt eltekintek, mert (1) ez alapvetően a társszerzőim munkájának eredménye, és mert (2) elsősorban matematikai természetű. A biológus felhasználónak ráadásul nem is kell feltétlenül ismernie a matematikai eljárások részleteit, mert a statisztikai tesztek elvégezhetők a *Quantitative Parasitology 3.0* (Reiczigel & Rózsa 2005) programcsomaggal, mely az internetről ingyen letölthető.

3.2.3. Tárgyalás

Az elmúlt évtizedekben látványosan fejlődött a közösségökológia statisztikai eszköztára. Habár ennek számos elemét lehetne a biológia más területein is alkalmazni, a módszerek adaptálása lassan és nehézkesen halad. Nem csak mi magunk – és a parazita-ökológusok általában – mulasztottuk el a adaptálni a Lloyd-féle indexet, de pl. a viselkedésökológusok szintén. Hiszen Jarman, miközben ismételten hangsúlyozta, hogy az egyedek szociális környezetét az általa bevezetett „tipikus csoportméret” számszerűsíti (Jarman 1974; 1982; Jarman & Jarman 1979), nem ismerte fel, hogy ennek definíciója (az a csoportméret, amelyben az átlagos egyed él) matematikailag megegyezik a Lloyd-féle „átlagos igény” indexszel. E problémák matematikailag azonosak, bár a mintavételi egység itt kvadrát helyett a szociális csoport. Tudomásunk szerint mindeddig kizárólag Jarman ismerte fel Lloyd-féle indexek bevezetésének szükségességét az állatok csoportméretének elemzésében.

Lloyd (1967) közölt egy parametrikus levezetést az 1-mintás problémára – standard hiba és konfidencia intervallum becslést – negatív binomiális eloszlást feltételezve. Általános esetre Reed (1983) jackknife eljárást javasolt a konfidencia

intervallum számítására. A citált dolgozatunkban mi egy bootstrap eljárást javasoltunk, mely általában jobb eredményt ad, mint a jackknife. Szimulációink – melyeket itt nem ismertettem – eredményei szerint ez jelen esetben is így van. A bootstrappal becsült intervallumok 1-4%-al keskenyebbek, és tényleges szintjük közelebb van a nominális szinthez, mint a jackknife eljárással becsült intervallumoké. Eredményeink szerint azonban a megbízható becsléshez még bootstrap eljárással is legalább néhány száz gazdaegyedből álló mintára van szükség. A szükséges minta-elemszám mérete függ az eloszlás aggregáltságának mértékétől (erősebb aggregáltág esetén nagyobb mintaelemszám szükséges) illetve a zsúfoltsági index skálázásának módjától (lineáris, logaritmikus stb.).

A parazita infrapopuláció mérete a paraziták környezetének egyik legfontosabb komponense. Pl. a galandférgek (Cestoda) esetében évtizedek óta intenzíven kutatják a lehetséges élettani mechanizmusokat (szénhidrátokért folyó versengés, fajtársak által kiválasztott gátló hatóanyagok stb.) és morfológiai következményeket (áttekintést lásd Roberts 2000 dolgozatában). Sok más élősködő, pl. protiszták, fonálférgek, buzogányfejűek és ízeltlábúak ivararánya, morfológiája és életmenete szintén erőteljes sűrűségfüggő vonásokat mutat. A zsúfoltság hatásainak elemzése során azonban a legtöbb korábbi szerző valójában intenzitás értékekkel számolt. Mivel egyetlen parazita egyedre vonatkoztatva a zsúfoltság és az intenzitás értéke definíció szerint megegyező, illetve nagyobb mintákban az átlagos intenzitás pozitív korrelációt mutat az átlagos zsúfoltsággal, ez nem eredménytelen megközelítés. Mégis azt gondoljuk, hogy a zsúfoltság mérőszámok közvetlen használata, melyet most már új statisztikai eljárások is megkönnyítenek, a paraziták sűrűségfüggő tulajdonságainak pontosabb elemzését teszik majd lehetővé.

Legjobb tudásunk szerint cikkünk az első tanulmány, mely a zsúfoltsági index bevezetését szorgalmazza a parazitológiában, és egyúttal alkalmas statisztikai eszköztárat is biztosít ehhez. A *Quantitative Parasitology 3.0* programcsomagunk keretein belül ehhez ingyenes és felhasználóbarát szoftvert is biztosítunk, ami a statisztikában járatlan felhasználók számára is megkönnyíti a zsúfoltsági értékek elemzését. Úgy véljük, hogy ennek nemcsak a parazita-ökológusok, hanem talán még a parazita-taxonómusok is hasznát vehetik. Mivel a parazita morfológia gyakran erősen függ a zsúfoltságtól, a hasznos lenne a parazita fajleírásokban a mintára jellemző átlagos zsúfoltság értéket, illetve ennek konfidencia intervallumát is megadni.

3.3. Sztochasztikus egyenlőség²³

Wilcoxon-Mann-Whitney teszt (WMW) gyakran használt eszköz, amikor két nem-normális eloszlású változót hasonlítunk össze. Ez a teszt voltaképpen azt a null-hipotézist teszteli, hogy a két változó eloszlása egyenlő, szemben azzal az alternatív hipotézissel, hogy a két eloszlás egymáshoz képest eltolt helyzetű. A parazita-ökológiai gyakorlatban viszont érdekesebb lehet az a null-hipotézis, hogy $H_0 : P(X < Y) = P(X > Y)$ szemben azzal, hogy $P(X < Y) \neq P(X > Y)$. Ez az ún. sztochasztikus egyenlőség (egyenlőtlenség), mely tehát azt fejezi ki, hogy a két mintából véletlenszerűen mintaelemeket választva egyenlő (vagy egyenlőtlen) eséllyel kapunk nagyobb mintaelemet az egyik, mint a másik mintából. Mondjuk „kettesével összehasonlítva **A** értékei nagyobbak szoktak lenni, mint **B** értékei”. Erősen aggregált eloszlású parazitológiai és pszichológiai adatsorokon végzett szimulációk szerint az új teszt az esetek széles körében alkalmazható. Azokban az esetekben, mikor mindkét teszt alkalmazható, a sztochasztikus egyenlőség teszt a WMW-hez képest jobb statisztikai erőt mutat.

E dolgozat elsősorban matematikai jellegű és matematikus társszerzőim munkája, és ezért itt részleteiben nem ismertetem. Az új teszt felhasználóbarát változata elérhető a *Quantitative Parasitology 3.0* (Reiczigel & Rózsa 2005) szoftverben.

3.4. *Quantitative Parasitology*

2000 tavaszán jelent meg cikkünk (az értekezés 3.1. fejezete), mely a biostatisztikai eszköztár parazita-ökológiai alkalmazásait tekintette át, felhívta a figyelmet az elterjedt hibákra, és matematikai szempontból megalapozott megoldásokat javasolt. E cikk végén az olvasóknak azt ígértük, hogy egy felhasználóbarát szoftver közreadásával ingyenes segítséget nyújtunk a javasolt statisztikai eljárások kivitelezéséhez. A szoftver – *Quantitative Parasitology 1.0* – sajnos csak hónapokkal a cikk megjelenése után készült el, és a bér munkában megíratott Windows-os keretprogram hibái miatt megbízhatatlannak tűnt. Ezért újabb néhány hónappal

23 Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Reiczigel, J., Zakariás, I. & Rózsa, L. 2004. A bootstrap test of stochastic equality of two populations). *The American Statistician*, **59**, 156-161.

később közreadtuk a 2.0-ás verziót, mely már mentes volt ezektől a kezdeti hibáktól, és az interneten át ingyenesen terjesztve számos felhasználóhoz eljutott. Végül 2005 augusztusától elérhető a 3.0-ás verzió, amely több statisztikai funkcióval bővült, így pl. az egymintás és kétmintás zsúfoltság (3.2. fejezet), valamint a sztochasztikus egyenlőség (3.3. fejezet) tesztekkel.

A szoftver statisztikai moduljait (egyetlen kivétellel) Reiczigél Jenő tervezte. Használatának előnye voltaképpen abban áll, hogy nem engedi a felhasználót az egyik vagy másik statisztikai teszt által félrevezetni. Egy, kettő vagy több mintát kiválasztva ugyanis a felhasználó egy-egy menüvel találja magát szembe. Ez a menü a szélsőségesen aggregált minták esetén is korrekt módon elvégezhető statisztikai tesztek listája, de valójában megfelel a biológiailag értelmes kérdések listájának. Ezekután az egyik tesztet elvégezve a felhasználó nem eshet abba a hibába, hogy az eredményt túlinterpretálva a két minta fertőzöttségének általános különbségéről beszéljen, hiszen láthatóan sok más (szintén értelmes biológiai jelentésű) tesztet is elvégezhet.

Citációs listánk adatai alapján úgy tűnik, hogy szoftverünket felhasználják pl. francia és szlovák rókák, amerikai vándorkagylók, magyar papilloma-vírusok, verebek, fecskék és szarvasok, spanyol vaddisznók, borzok, szirtifoglyok és gyurgyalagok, angol angolnák, argentin pisztrángok, török pontyok, német keszegek, hawaii, kaliforniai, oregoni, északi-tengeri, atlanti és portugál halak, bolgár csigák, chilei denevérek, galápagoszi ölyvek és földipintyek, kazah tatárantilopok, fekete-tengeri rákok, új-zélandi madarak és jamaikai kutyák fertőzöttségének elemzésében.

Összességében tehát úgy tűnik, hogy ez a szoftver hatékony eszköz arra, hogy a parazita-ökológusokat az általunk javasolt biostatisztikai elvek követésére ösztönözzük.

3.5. Irodalom

- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. & Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, **83**, 575-583.
- Bliss, C. I. & Fisher, R. A. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*, **9**, 176–200.
- Crofton, H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, **62**, 179-193.
- Efron, B. & Tibshirani, R. 1993. An introduction to the bootstrap. Chapman & Hall, London, U. K. 436 p.
- Fulford, A. J. C. 1994. Dispersion and bias: can we trust geometric means? *Parasitology Today*, **10**, 446-448.
- Gregory, R. D. & Woolhouse, M. E. J. 1993. Quantification of parasite aggregation: a simulation study. *Acta Tropica*, **54**, 131-139.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, **218**, 384–387.
- Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, 215-268.
- Jarman, P. J. 1982. Prospects for interspecific comparison in sociobiology. *In* Current Problems in Sociobiology, King's College Sociobiology Group (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, U.K. p. 323-342.
- Jarman, P. J., & Jarman, M. V. 1979. The dynamics of ungulate social organization. *In*: Serengeti: Dynamics of an Ecosystem, A. R. E. Sinclair & M. Norton-Griffiths (eds.). The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. p. 185-200.
- Keymer, A. 1981. Population dynamics of *Hymenolepis diminuta* in the intermediate host. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 941-950.
- Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 1-30.
- Margolis, L., Esch, G. W., Holmes, J. C. & Kuris, A. M. & Shad, G. A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology*, **68**, 131-133.
- Moore, S. L. & Wilson, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science*, **297**, 2015-2018.

- Neuhauser, M., Poulin, R. 2004. Comparing parasite numbers between samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **90**, 689-691.
- Papp, L. 1987. A parazitológia egyes szünbiológiai fogalmairól. *Parasitologia Hungarica*, **20**, 17-31.
- Poulin, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, **23**, 937-944.
- Poulin, R. 1997. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. *Oecologia*, **111**, 375-380.
- Poulin, R., & Morand, S. 2000. Testes size, body size and male-male competition in acanthocephalan parasites. *Journal of Zoology, London*, **250**, 551-558.
- Read, A. F., Anwar, M., Shutler, D. & Nee, S. 1995. Sex allocation and population structure in malaria and related parasitic protozoa. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **260**, 359-363.
- Read, A. F., Narara, A., Nee, S., Keymer, A. E. & Day, K. P. 1992. Gametocyte sex ratios as indirect measures of outcrossing rates in malaria. *Parasitology*, **104**, 387-395.
- Read, C. P. 1951. The "crowding effect" in tapeworm infection. *Journal of Parasitology*, **37**, 174-178.
- Reed, W. J. 1983. Confidence estimation of ecological aggregation indices based on counts – a robust procedure. *Biometrics*, **39**, 987-998.
- Reiczigel, J. 2003. Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine*, **22**, 611-621.
- Reiczigel, J., & Rózsa, L. 2005. *Quantitative Parasitology 3.0*. <http://bio.univet.hu/qp/>
- Roberts, S. L. 1961. The influence of population density on patterns and physiology of growth in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda: Cyclophyllidea) in the definitive host. *Experimental Parasitology*, **11**, 332-371.
- Roberts, S. L. 2000. The crowding effect revisited. *Journal of Parasitology*, **86**, 209-211.
- Rózsa, L. 1997. Adaptive sex-ratio manipulation in *Pediculus humanus capitis*: possible interpretation of Buxton's data. *Journal of Parasitology*, **83**, 543-544.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. & Majoros, G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **86**, 228-232.

- Rózsa, L., Rékási, J. & Reiczigel, J. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology*, **65**, 242-248.
- Sasal, P., Jobet, E., Faliex, E. & Morand, S. 2000. Sexual competition in an acanthocephalan parasite of fish. *Parasitology*, **120**, 65-69.
- Shostak, A. W. & Dick, T. A. 1987. Individual variability in reproductive success of *Triaenophorus crassus* Forel (Cestoda: Pseudophyllidea), with comments on use of the Lorenz curve and Gini coefficient. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 2878-2885.
- Szalay, A. J., & Dick, T. A. 1989. Differences in numbers and inequalities in mass and fecundity during the egg-producing period for *Raphidascaris acus* (Nematoda: Anisakidae). *Parasitology*, **98**, 489-495.
- Thomas, F. & Poulin, R. 1997. Using randomization techniques to analyse fluctuating asymmetry data. *Animal Behaviour* **54**, 1027-1029.
- Zervos, S. 1988a. Population dynamics of a thelastomatid nematode of cockroaches. *Parasitology*, **96**, 353-368.
- Zervos, S. 1988b. Evidence for population self-regulation, reproductive competition and arrhenotoky in a thelastomatid nematode of cockroaches. *Parasitology*, **96**, 369-379.

4. Kitekintő kérdések

4.1. Fertőzések rosszindulatú terjesztése²⁴

4.1.1. Bevezetés

Egy gazda-parazita kölcsönhatás három szakaszra bontható, úgymint (1) a fertőzés, (2) a parazita növekedése és szaporodása a gazdában, és végül (3) a továbbfertőzés egy újabb gazdaegyedbe. E szakaszok során a felek érdekei megváltozhatnak. Az első szakaszban nyilvánvalóan ellenérdekeltek, hiszen a parazita adaptív érdeke a gazdaszervezetbe való bejutás, míg a gazda érdeke ennek elkerülése. A második szakaszban szintén ellenérdekeltek, hiszen a parazita érdeke növekedni és szaporodni, míg a gazda érdeke a benne élő parazitát megölni, vagy legalábbis inaktív helyzetbe kényszeríteni. A harmadik szakaszban a parazita érdeke, hogy terjesztő képletei (propagulumai) továbbjussanak egy újabb gazdába. De mi itt a gazda érdeke? Ha eddig nem sikerült megakadályoznia a parazita bejutását és szaporodását, vajon most érdeke-e hogy megakadályozza a továbbfertőzést?

A különböző állatok evolúciójuk során számos adaptív tulajdonságot fejlesztettek ki, amelyek láthatólag a fertőző mikroparaziták (vírusok, baktériumok, protozoa fajok, mikroszkópikus gombák) vagy makroparaziták (élősködő férgek és ízeltlábúak) elkerülését célozzák. A szexuális és táplálkozási preferenciák, a szociális magatartásformák és a habitat-választás egyes sajátosságai gyakran a paraziták fertőző képleteinek elkerülését szolgálják. Ha mégis megfertőződtek, az állatok számos élettani, immunológiai és magatartási védekezési módot alkalmaznak a kórokozók elpusztítására vagy legalább a szaporodásuk gátlására (Barnard & Behnke 1990; Clayton & Moore 1997; Poulin 1998). Mindezen költséges elkerülési és védekezési erőfeszítések ellenére a természetben a legtöbb gerinces állat számos parazita fajjal krónikusan fertőzött. A gazdaállatok számára a gazda-parazita kölcsönhatás utolsó szakaszában – elvileg – hatékony védekezési mód lehetne a paraziták továbbfertőzésének meggátlása, ami kedvező lehetne a gazdapopuláció egészének.

²⁴ Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Rózsa L. 1999. Influencing random transmission is a neutral character in hosts. *Journal of Parasitology*, **85**, 1032-1035.

Képes-e a gazdapopulációra ható szelekciós nyomás befolyásolni az állatok parazita-továbbadói képességét? A magatartás egyes olyan vonásai, mint pl. a szocialitás mértéke, a párzási rendszer (monogámia/promiszkuitás), az ürítés helye és ideje, a potenciális vektor-szervezetekkel való kapcsolat stb. vélhetően többkevesebb genetikai befolyás által (is) meghatározott tulajdonságok. E tulajdonságok – számos más költség- és haszontényező mellett –, befolyásolhatják a fertőzött állatok továbbfertőzési képességét (Apanius & Shad 1994).

Számos állatfajt ismerünk, amelyek fertőzött példányai a paraziták terjesztésére szolgáló aktív viselkedési elemeket mutatnak. E magatartásformákat tradicionálisan vagy a paraziták általi manipuláció eredményének, vagy a fertőzés nem-adaptív melléktermékének tekintik (Moore & Gotelli 1990; Poulin 1995).

Ezzel ellentétben úgy is érvelhetnénk, hogy a szelekció az állatok relatív szaporodási sikerét maximalizálja. Ezért a szelekció vélhetően kedvez annak, hogy a fertőzött állatok a kórokozók továbbadásával megkárosítsák fajtársaikat, és ez által némi relatív előnyre tegyenek szert. De vajon kedvezhet-e a szelekció a fajtársaikat megkárosító egyedeknek, ha azok közvetlen hasznot nem is húznak mindebből? Ezek a kérdések talán azért ilyen zavarba ejtők, mert már az iskolai oktatás is számos téves hiedelmet plántál belénk a szelekció fogalmával kapcsolatban. Oktató munkámban magam is próbálkoztam a szelekció körüli fogalmi kaosz tisztázásával (Rózsa 1999a; 1999b; 1999c).

A jelen probléma tisztázására egy egyedi alapú („individual-based”) matematikai modellt készítettem, amely alkalmas keretet biztosít arra, hogy szimulációs kísérletekben vizsgáljam a gazdaállat indukálta továbbfertőzés adaptív előnyeit és hátrányait.

4.1.2. Modellépítés és szimuláció

Az egyedi alapú matematikai modellek egyedi szintű genetikai variabilitást ábrázolnak (Judson 1994), ezért realisztikusabb módon ábrázolják az allélok és fajok kihalását, mint a hagyományos populáció-alapú modellek (Uchmanski & Grimm 1996); és így különösen alkalmasak a gazda-parazita koadaptáció ábrázolására (Reiczigel & Rózsa 1998).

A modell alapja egy gazdapopuláció, melynek generáció-váltása diszkrét ($N=50$). A gazda genomban 10 lókuszon rezisztencia- vagy fogékonyság-allélok foglalnak helyet. A gazda rezisztencia-fenotípusát kizárólag e lókuszek határozzák

meg. A szimulációs futások kezdetén a rezisztencia- és fogékonyság-allélek 50-50% eséllyel, véletlenszerűen helyezkednek el a lókuszon. Egy további, 11. lókuszon egy hipotetikus allélpár két tagja; a Gazda-indukálta Parazita Továbbfertőzés (GPT) allélja, illetve ennek fenotipikusan inaktív allélpárja verseng egymással. A szimulációs kísérletek célja az allél-gyakoriság változásának elemzése ezen az egy lókuszon, míg a rezisztencia és fogékonyság allélek (a további 10 lókuszon) csak a gazda-parazita rendszert, mint szimulációs környezetet biztosítják.

Az egyszerűség kedvéért a GPT allél gyakorisága minden szimuláció kezdetén 0,5. Az első generációban a gazdaegyek parazita fertőzöttsége 0 és 10 közötti, véletlenszerű mértékű (átlagosan 5). Minden gazda életciklus 2 alciklussal kezdődik, melyekben a gazda védekezése és a parazita szaporodása zajlik. A gazdák átlagosan a felére csökkentik fertőzöttségük mértékét, de a védelem tényleges hatékonysága az egyed rezisztencia-genotípusának függvénye. A túlélő paraziták ezután megkétszerezik létszámukat.

A gazda szaporodási szakaszban minden egyes utódot (N=100) két-két véletlenszerűen választott szülő hoz létre. A szülői allélek mendeli szabályok szerint öröklődnek, mutáció nincs. A szülő-utód vonalon zajló vertikális továbbfertőzés ábrázolására minden utód fertőzöttsége egy olyan véletlen érték, melynek várható értéke egyenlő a szülői fertőzöttségek átlagával, és amely normális eloszlást mutat.

A fertőzöttséget potenciálisan növelhetik a GPT allélt (allélokat) hordozó fajtársakkal való érintkezések, mert ezek aktívan terjesztik a kórokozókat. A GPT homozigóták 10-10, míg a heterozigóták 5-5 fajtársukat fertőzik meg. Mindig 5-5 parazitával növelik az érintett fajtársak fertőzöttségét, ez a kezdeti átlagos fertőzöttség mértékével egyenlő. A parazita fertőzések átadásával nem csökkentik a saját fertőzöttségük mértékét (lásd alább). Az inaktív allélra nézve homozigóta egyedek nem fertőzik a saját generációjuk tagjait.

Ezután az utódok fele kisselektálódik. Minden utód túlélésének esélye arányos a fertőzöttségének mértékével és a genomjában lévő rezisztencia allélek számával, e két tényezőt egyforma súllyal véve számításba. Az utódok túlélő fele ezután szülőnek minősül, és innen kezdődik a gazdaállatok új generációjának életciklusa.

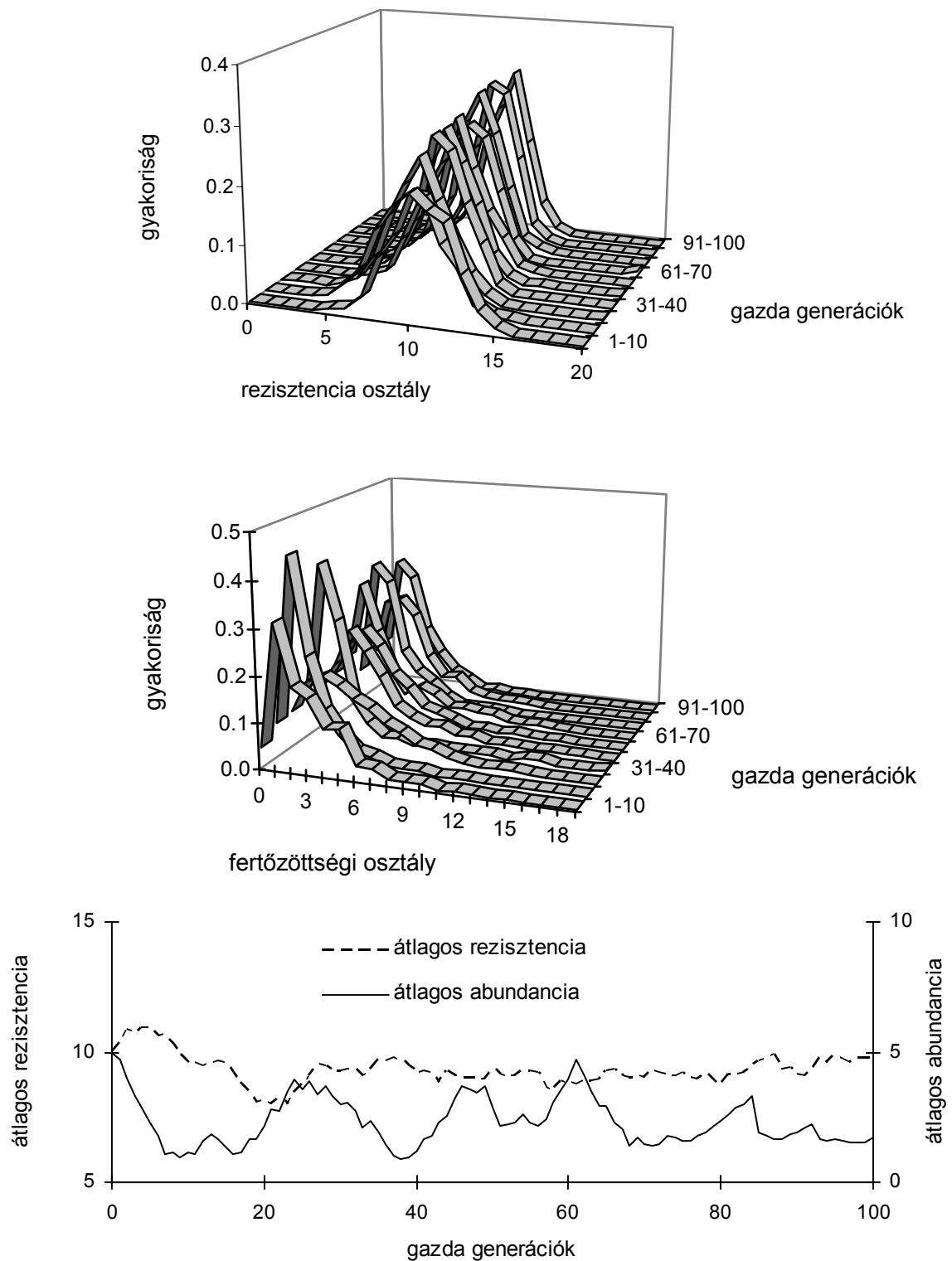
Elteltekintve a gazda-indukálta továbbfertőzés jelenségétől, a modell alapelve az, hogy szelekció folyik mind a parazita fertőzöttség, mind a rezisztencia allélek ellen. A paraziták tehát virulensek, de a rezisztencia is költséges, tehát járulékos hátrányokkal bír. A modell a valódi gazda-parazita rendszerek néhány fontos vonását

valóságghűen ábrázolja; a szelekciós nyomás hatására a gazda rezisztencia normális eloszlást, a paraziták eloszlása aggregált eloszlást vesz föl, a populáció átlagos rezisztenciája és fertőzöttsége oszcilláló kölcsönhatást mutat. A modell QBASIC nyelven íródott, mintegy 100 sor terjedelmű, és „.exe” fájl-ként futtatható.

Az 1. Szimuláció egyazon generáció tagjai között csak véletlenszerű fertőzési útvonalat ábrázol, az egyedek közti rokonság nem játszik szerepet. A gazda-indukálta továbbfertőzés a populáció bármely tagja felé egyforma eséllyel irányul, beleértve magát a továbbfertőző állatot is. A 2. Szimulációban kissé túlsúlyba kerül a vertikális fertőzési útvonal, tehát az azonos generáció tagjai közt fertőzések gyakrabban zajlanak rokonok között. A rokonfelismerés a GPT allél jelenlétén vagy hiányán alapul és meglehetősen pontatlan; a GPT allélt hordozó egyedeket 20%-kal nagyobb eséllyel fertőzik meg az aktív parazita-terjesztők, mint a GPT-t nem hordozókat (10% a heterozigóták esetében). A továbbfertőzés horizontálisabb a 3. Szimulációban; a gazda-indukálta továbbfertőzés gyakrabban zajlik a nem-rokon egyedek között, mint a populáció átlagában. A rokonfelismerés ismét a GPT allél jelenlétén alapszik és pontatlan, a GPT homozigótáknak 20%-kal kisebb eséllyel fertőződnek a gazda-indukálta továbbfertőzés során, mint az inaktív allélra nézve homozigóta fajtársak (10% a heterozigóták esetében). A parazita továbbadása tehát növelheti a populáció bármely tagjának fertőzöttségét, csak hogy a 2. és 3. Szimulációban e hátrány nem egyformán oszlik meg a különböző genotípusok között.

Az egyes tetszőleges választott változók értékeinek hatását érzékenységvizsgálatban elemeztem. Változtattam a gazda-populáció méretét (25-re és 100-ra), a gazda-védekezés/parazita szaporodás alciklusok számát (1-re és 4-re), valamint a parazita-terjesztő egyedek által kezdeményezett fertőző kapcsolatok számát (5-re és 20-ra a homozigóták, ill. 2-re és 10-re a heterozigóták esetében).

Minden szimuláció 200 programfutást tartalmazott, minden futás 100 generáció-váltást követett nyomon. Kétoldalas Wilcoxon-próbát alkalmaztam annak elemzésére, hogy a GPT allél gyakorisága (kezdetben 0,5) szignifikánsan változott-e a futások során.



17. ábra. A szimulációkban a gazdaegedek számára a rezisztencia allélek nagy száma és az erős fertőzések egyaránt hátrányosak voltak, ezért a rezisztencia allélek száma egy haranggörbe alakú eloszlást vett fel (fent). A paraziták gazdaegedek közti eloszlása egy jellegzetes aggregált eloszlás képét mutatta, mert a paraziták a fogékony gazdaegedeken tömörültek (középen). A paraziták mennyisége és a gazdapopuláció átlagos rezisztenciája egymással enyhén összerendezettnek tűnő módon ingadozott (alul).

4.1.3. Szimulációs eredmények

Az 1. Szimuláció eredményei nem különböznek egy neutrális allélpár véletlenszerű genetikai sodródása alapján várható eredményektől. A futások végén tapasztalt GPT allél-gyakoriságok nem különböztek szignifikánsan a kiindulási értékektől ($P = 0,7507$). A 2. Szimuláció az inaktív allél szelekciós előnyét eredményezte. A futások végén tapasztalt GPT allél-gyakoriságok szignifikánsan kisebbek voltak a kiindulási értékeknél ($P < 0,0001$). A 3. Szimuláció a GPT allél szelekciós előnyét mutatta; a futások végén tapasztalt GPT allél-gyakoriságok szignifikánsan nagyobbak voltak a kiindulási értékeknél ($P < 0,0001$).

Végül az érzékenység vizsgálatok azt mutatták, hogy ezek az eredmények elég robusztusak, és nem a tetszőlegesen választott változók műtermékei – legalábbis a vizsgált határokon belül. A GPT-allél semleges maradt az 1. Szimulációban, szelekciós hátrányt szenvedett a 2. Szimulációban, és szelekciós előnyt élvezett a 3. Szimulációban, függetlenül attól, hogy a változók mely kombinációját vizsgáltam.

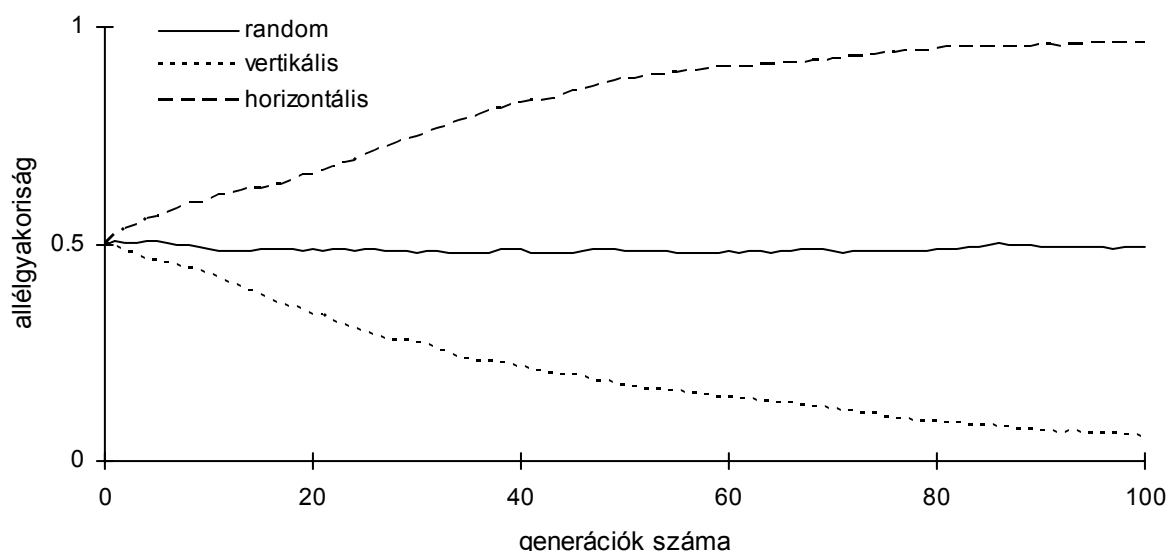
Korábbi tanulmányok már megmutatták, hogy a fajok közti kompetíció keretében egy gazdafaj előnyhöz juthat kórokozónak a másik faj népességére való terjesztése által (Freeland 1983; Hudson & Greenman 1998). Az emberi járványok történetének egy új interpretációja szerint hasonló folyamat zajlott le az emberi rasszok közti versengésben is. A kaukázusi rassz jelentős környezeti forrásokat hódított el más rasszoktól részben azért, hogy jóval fajgazdagabb kórokozó együttesét terjesztette (Diamond 1997). E folyamat a rezisztencia különbözőségén alapszik, az a gazdafaj vagy rassz, amely profitál a paraziták terjesztéséből, kevésbé fogékony a fertőzésre, mint a vele versengő faj vagy rassz. Miután a behurcolt kórokozó gyorsabban terjed az új populációban, rendszerint a virulenciája is gyorsan nő (Ewald 1994; 1995). Ezzel szemben a jelen modell egyetlen gazda-populációt ábrázol, és nem feltételezi a rezisztencia vagy a virulencia különböző szintjét a különböző gazdákban. A paraziták adaptív terjesztésének egy másik ismert esete az ún. hígítási effektus, amikor egy gazdaállat úgy szabadul meg parazitáitól, hogy egyszerűen a fajtársaira keni azokat (Hart 1992). Ezzel szemben a jelen modellben a paraziták továbbadása nem eredményez ilyen jellegű közvetlen hasznot, ami sok természetes gazda-parazita rendszerben – ahol az élősködő életszakasz jól elkülönült a fertőző életszakasztól – jellemző helyzet. Így pl. egy állat nem

csökkentheti a benne élő bélférgek mennyiségét azáltal, hogy a bélférgek petéivel fajtársait megfertőzi.

Az 1. Szimuláció egyazon generáció tagjai között véletlenszerű továbbfertőzési útvonalat ábrázol, amelyben nincs szerepe az egyedek közti rokonsági viszonyoknak. A véletlenszerű fertőzési útvonal (amelyet gyakran összekevernek a horizontális fertőzési útvonallal) realisztikusnak tekinthető az olyan kórokozó fajoknál, ahol a fertőző képlet (propagulum) nagy időbeli kitartásra („csak-ül-és-vár stratégia”) vagy jelentős térbeli távolságok áthidalására képes. Ez utóbbi képesség egyaránt következménye lehet a kórokozó aktív mozgékonyságának, vagy a víz általi, predátorok általi, vektorok (közvetítő szervezetek) általi terjedésének (Ewald 1994; 1995). Ha a fajtársak közti fertőzési útvonalak gyakran nagy térbeli vagy időbeli távolságot hidalnak át, akkor gyakorlatilag véletlenszerűek, tekintet nélkül a gazdaegyedek közti rokonsági fokokra. Ezért a szelekció nem hat a paraziták továbbadását befolyásoló allélokra, hiszen az ilyen allélek okozta előnyök és hátrányok egyformán oszlanak meg a különböző genotípusok között. Szemben a tipikus gazda-parazita evolúciós konfliktus „fegyverkezési verseny” jellegével, ez a kapcsolat egyoldalú; a paraziták arra szelektálódtak, hogy a terjesztésük érdekében manipulálják gazdáik magatartását, míg a manipulációval szembeni ellenállást befolyásoló allélek semleges allélként viselkednek a gazda-populáció génállományában.

A 2. Szimuláció vertikális irányba (rokonok felé) tolódott fertőzési útvonalakat ábrázol. A gazdák itt arra szelektálódnak, hogy csökkentsék a paraziták továbbadását, ha az a véletlennél nagyobb eséllyel a rokonaik felé irányul. E helyzet lehetővé teszi, hogy a parazita-terjesztés csökkentésére szolgáló adaptációk jelenjenek meg a gazda-populációban, amelyek létét már Poulin (1994b) feltételezte. Ugyanakkor a vertikális fertőzési útvonalak a parazitákat a virulencia csökkentésére szelektálják (Ewald 1994; 1995).

A 3. Szimuláció a horizontális fertőzés túlsúlyát illusztrálja. Ebben az esetben minden olyan allél növeli az őt hordozó állat relatív szaporodási sikerét, amely elősegíti a kórokozók terjesztését. E magatartásforma működése hasonlóan tűnik a Hamilton-féle „spite” szociális magatartásforma evolúciójával, amely definíció szerint egy olyan magatartás, amely másoknak árt anélkül, hogy közvetlen előnyt biztosítana az állatnak (Hamilton 1970; Gadagkar 1993). Az állatok szociális magatartásában alig akad példa e magatartásformára, aminek két oka lehet.



18. ábra. A szimulációs eredmények 200-200 futtatás eredményeit átlagolva. A paraziták terjesztését elősegítő allél (GPT) inaktív allélpárjával szemben szelekciós hátrányba kerül, ha a fertőzési útvonalak a véletlennél nagyobb eséllyel tartanak a rokon egyedek felé (vertikális fertőzés), szelekciós előnybe kerül, ha a fertőzési útvonalak a véletlennél kisebb eséllyel tartanak a rokon egyedek felé (horizontális fertőzés), és neutrális allélpár tagjaként viselkedik, ha a fertőzési útvonalak véletlenszerűek.

Egyrészt a „spite” költséges, hiszen egy fajtárs megtámadása azonnal kiváltja a hasonló ellentámadást, pl. egy harapásra azonnal viszontharapás a válasz. Ezzel szemben egy fertőzött állat kórokozóit anonim módon juttathatja nem-fertőzött fajtársaira, és azok képtelenek ezt hasonló módon, azonnal megtorolni. Másrészt úgy tűnik, hogy a nem-rokon egyedek károsításának adaptív értéke végső soron a rokon egyedek közvetett támogatásában rejlik. A szociális magatartás keretein belül azonban mindez egy kevésbé hatékony rokon-támogatási mód, mint a legközelebbi rokonok fölismerése és közvetlen támogatása (ez utóbbi a természetben igen elterjedt). Csakhogy a virulens paraziták krónikus fertőzésétől szenvedő állatok valószínűleg nincsenek abban az állapotban, hogy hatékonyan segíthessék rokonaikat, ugyanakkor jelentősen megnövekszik az a képességük, hogy másoknak ártsanak.

Összefoglalásul elmondható, hogy az állatok nem szelektálódnak a véletlenszerű fertőzési útvonalakon terjedő – és ezért várhatóan nagyon virulens! – kórokozók terjedésének befolyásolására. A nem-rokon fajtársak irányba tolódott fertőzési utak viszont arra szelektálják a gazdapopulációt, hogy a bennük élő virulens

kórokozók terjedését elősegítsék. A véletlenszerű fertőzési utak semleges jellegének fölfedezése jelentősen módosíthatja az állatok járványtani és szociobiológiai sajátosságainak korábbi értelmezését.

4.1.4. Altruizmus és rosszindulat²⁵

A rokonszelekciós hipotézis születése és elterjedése táján Hamilton (1970) egyrészt azt jósolta, hogy altruizmus („önzetlenség”) megjelenése várható egy populáció bármely két olyan tagja között, amelyek egymással közelebbi rokonságban állnak, mint a populáció egészére jellemző átlagos rokonsági fok (továbbiakban: rokon egyedek). Másrészt azt, hogy rosszindulat figyelhető meg a populáció bármely két olyan tagja között, amelyek egymással távolabbi rokonságban állnak, mint a populációra jellemző átlagos rokonsági fok (továbbiakban: idegen egyedek). A rosszindulat („spite”, vagy „spiteful behaviour”) definíció szerint egy olyan magatartásforma, amely a populáció más tagjainak árt anélkül, hogy közvetlen előnyt biztosítana a rosszindulatú egyednek (Hamilton 1970; Gadagkar 1993). Gondolatmenete egyszerű: az allélok továbbadásának relatív sikeréért folyó versengésben a rokonok támogatásával az idegenek esélyei csökkennek, illetve megfordítva, az idegenek károsításával a rokonok esélyei növekednek (Vickery *et al.* 2003).

Az altruizmus jelenségét azóta számtalan fajnál kimutatták, irodalma ma már könyvtárnyi méreteket ölt. Ezzel szemben a rosszindulat fogalma szinte feledésbe merült. Néhány kivételes helyzettől eltekintve a rosszindulat nem tekinthető az állatok szociális magatartásformái között gyakran vagy feltűnően megjelenő magatartásnak. Ennek talán az lehet az egyik oka, hogy mind az altruizmus, mind a rosszindulat adaptív értéke természetesen csak akkor érvényesülhet, ha az állat a megfelelő fajtársak irányában mutatja. Képesnek kell tehát lennie arra, hogy a rokon, illetve az idegen egyedeket felismerje és megkülönböztesse a fajtársak átlagos többségétől. A természetben számos rokon-felismerési módot azonosítottak, ezek jelenléte lehetővé teszi a rokon egyedek megkülönböztetését és adatív támogatását. Az idegen

25 Átírva és rövidítve az alábbi dolgozatok alapján: Rózsa, L. 2000. Spite, xenophobia, and collaboration between hosts and parasites. *Oikos*, **91**, 396-400.; Rózsa L. 2002. A gazda-parazita kapcsolat viselkedés-ökológiája. In: Barta Z., Líker A. & Székely T. (szerk.): *Viselkedésökológia: új irányzatok*. pp. 144-164. Osiris Kiadó, Budapest.; valamint Rózsa, L. 2002. Fertőzések rosszindulatú terjesztése. MTA Evolúciobiológiai Előadórész – *in press*.

fajtársak felismerését, és az átlagos többségtől való megkülönböztetését lehetővé tévő mechanizmusok azonban nem ismertek. Talán ez lehet az egyik oka annak, hogy a rosszindulat hiányozni látszik sok altruista állat viselkedéskészletéből.

Másrészt a rokonok támogatása, illetve az idegenek bántalmazása különböző költségekkel jár. A megtámadott idegen azonnal bosszút áll, csípésre csípéssel, rúgásra rúgással válaszol, ezzel szemben a támogatott rokon nem bántalmazza támogatóját. Ha tehát a rokonok támogatása hatásában megegyezik az idegen bántalmazásával – hiszen azonos nyereséggel járnak –, akkor célszerű az előbbit választani. Ezért van talán, hogy a rosszindulat leggyakrabban előforduló formája az infanticid, vagyis a fajtársaknak egy még magatehetetlen életszakaszban (pete, tojás, fiókák stb.) való pusztítása – rendszerint a szülők távollétében.

Csak hogy a virulens patogének krónikus fertőzéseit hordozó állatok helyzete egészen más. Ők elveszítik azt a képességüket, hogy rokonaikat támogassák, sőt, már a pusztán jelenlétükkel is árthatnak nekik. Jelentősen megnövekszik viszont az a képességük, hogy ártsanak fajtársaiknak. A kórokozó jellegétől függően, esetleg egyszerre sok fajtársnak, és gyakran anonim módon. Ha a fenti érvelésünk helyes volt, és a horizontális transzmisszió túlsúlya valóban a kórokozók aktív terjesztésére szelektálja a gazdaállatokat, akkor ez a Hamilton-féle rosszindulat-hipotézis egy speciális, patogének által közvetített megnyilvánulása.

A paraziták általi manipuláció csökkentheti a gazda túlélési és szaporodási esélyeit, és ebben az értelemben a virulencia szerves részét képezheti. Ekkor a gazdapopuláció arra szelektálódhat, hogy kivédje a paraziták általi manipulációt. Másrészt viszont a virulencia egy adott szintje manipulációval is, illetve anélkül is megjelenhet. Különösen igaz ez a letális kórokozókra és a gazdáikat kasztráló kórokozókra. Tekintsük példaként a *Plagiorhynchus* buzogányfejű lárváját, amely először kasztrálja a köztigazda ászkarákot (Isopoda), majd úgy manipulálja annak viselkedését, hogy növekedjen a seregély (*Sturnus vulgaris*), mint végleges gazda általi elfogyasztás esélye (Moore 1983). A kasztráció után az ászkarák már olyasféle problémával néz szembe, mint egy halálraítélt, aki nem tudja, hogy segítőkész legyen-e vagy ellenszegüljön, de akárhogy is dönt, már nem menekülhet.

E hipotézis számos, kísérletesen is tesztelhető predikciót eredményez. Egyszerűen csak ismernünk kell az adott gazda-parazita rendszer fertőzési útvonalainak jellemzőit a populáción belüli rokonsági fokok függvényében, és máris megjósolhatjuk a gazda adaptív viselkedését. Sajnos pont ezt nem ismerjük

gyakorlatilag egyetlen gazda-parazita rendszerben sem. Csakhogy a gazdaállat és a kórokozó életmódját, életciklusuk egyes szakaszait sokszor egészen jól ismerjük, és ez a leíró jellegű információ gyakran elégséges lehet arra, hogy durva becsléseket fogalmazzunk meg a fertőzési utak jellegéről, és ez által a gazdákra ható szelekciós nyomás természetéről is.

4.1.5. A manipulációs hipotézis korlátai

Az állatok egyes fertőzések hatására gyakran különös, megváltozott tulajdonságokat mutatnak. Módosulhat pl. magtartásuk, testük mérete, alakja, vagy színe. E módosulások sokszor elősegíteni látszanak a fertőzés továbbadását – közvetlenül vagy közvetve – a fajtársaik felé. E jelenség elterjedt, klasszikus értelmezése a gazda-parazita érdekellentét feltételezésén alapszik. Eszerint a gazdaállat testi struktúráiban és működésében bekövetkezett, patogének által kiváltott módosulások (1) vagy parazita adaptációk a gazda manipulálására („kiterjesztett fenotípus” Dawkins (1982) értelmében), (2) vagy gazda adaptációk a fertőzés felszámolására, (3) vagy a fertőzés nem-adatív, neutrális melléktermékei (Moore & Gotelli 1990; Poulin *et al.* 1994). Egyes gazdáiban a paraziták által kiváltott változások nyilvánvalóan elősegítik a fertőzés továbbadását, és néhány esetben megfigyelték, hogy ezek a változások csak az után következnek be, hogy a parazita fejlődési ciklusában megjelentek a továbbfertőzésre alkalmas invázív képletek (lásd pl. Poulin *et al.* 1992).

E hipotézis talán egyetlen gyenge pontja az érvényességi kör definiálatlan voltában rejlik. Gyakran azok a paraziták is manipulálni látszanak gazdáik viselkedését, amelyeknek ebből látszólag semmilyen adaptív előnye nem származik (Poulin 1994). Máskor viszont nyilvánvaló előnyökkel járna a gazda viselkedésének egyszerű (pl. hormonális) manipulálása, de a parazitafajok sokasága ezt mégsem teszi meg. Így pl. a nemi úton terjedő kórokozók (STD) elemi érdeke volna a gazda szexuális aktivitását serkenteni, mégsem ismert egyetlen STD sem, amely növelné a libidót (Lockhart *et al.* 1996).

Jelen dolgozatban arról próbálom meggyőzni az olvasót, hogy a gazda adaptív érdekeinek figyelembevételével módosítva a manipulációs hipotézis sokkal pontosabb predikciókat nyújt.

4.1.6. Az állatok továbbfertőzési viselkedése

Alternatív értelmezési lehetőségeket kínál, ha azt feltételezzük, hogy a parazitákat aktívan terjesztő gazdaállatok nem egyszerűen a paraziták általi manipuláció magatehetetlen áldozatai. Ebben az értelmezésben a fertőzött gazdán bekövetkező és a parazita terjesztését elősegítő változás (1) vagy olyan parazita adaptáció, amely a gazdaállat szempontjából neutrális tulajdonság, (2) vagy a gazda és a parazita számára egyaránt előnyös, közös adaptáció.

1. predikció. A szülő-utód fertőzési út sok gazda-parazita rendszert jellemez. Ez a vertikális transzmisszió egyik jellegzetes megnyilvánulása, ezért várhatóan a fertőzés továbbadásának csökkentésére szelektálja a gazdákat. Ezzel párhuzamosan a virulencia csökkentésére szelektálja a parazitákat. Nem meglepő, hogy azok a látványos higiéniai viselkedésformák, amelyek csökkentik a fertőzés továbbadásának esélyeit, rendszerint a rokoni kötelékek keretein belül figyelhetők meg az állatvilágban. De ha el is tekintünk az olyan szoros rokoni kötelékektől, mint a szülő-utód kapcsolat, akkor is elmondható, hogy az egyedek térbeli közelsége gyakran együtt jár a genetikai hasonlóságuk nagyobb fokával. Ez szelekciós előnyt biztosít a fertőzések terjesztését csökkentő tulajdonságoknak, hiszen ezek előnyeit főként a térben közeli, tehát többé-kevésbé rokon egyedek élvezik. Így pl. a gulipán (*Recurvirostra avosetta*), mely sekély tengerparti vagy kontinentális sós vizek planktonikus rákjait fogyasztja, költési időben nem ürít székletet a táplálkozási helyeken, hanem e célból időnként kiszalad a partra. A költési időn kívül, a vonulási útvonalak és telelőhelyek táplálékszerző ízein azonban nem mutat ilyen magatartást (Lengyel Szabolcs szóbeli közlése).

2. predikció. A paraziták manipulációs törekvései várhatóan kudarcot vallanak, ha a fertőzések rokonok felé irányulnak. Ennek tükrében érthető, hogy az STD jellegű fertőzések – melyek nem csak a nemi partnert hanem a közös utódokat is megkárosítanak – képtelenek manipulálni a gazdaállat viselkedését (Lockhart *et al.* 1996).

3. predikció. A pelágikum, vagyis a nyíltvízi élettér szabadon lebegő vagy úszó közösségeit (plankton ill. nektont) alkotó populációkon belül kétségtelenül megvalósulhatnak a véletlenszerű fertőzési utak, hiszen a populáció rokon egyedeit a fizikai közeg áramlásai nyilván elsodorják egymás mellől. Hasonlóképpen, a kicsi és röpképes állatok, mint pl. sok apró ízeltlábú faj, gyakran a szél által passzívan röpítve terjednek, esetükben szintén nem várható, hogy a térbeli közelség jól

összefüggjön a genetikai hasonlósággal. Ha egy közvetett fejlődési ciklusú parazita egyik gazdafaja pelágikus, vagy passzívan röpködő („szélfújta”) állat, akkor ennek közvetítésével a másik gazdafajon belüli fertőzési útvonalak is véletlenszerűvé válhatnak. Ha például maláriaszúnyogot gyakran elsodorja a szél, akkor ennek hatása az emberek közti *Plasmodium* továbbadást is randomizálja.

Ezzel szemben a bentikus élettér, a sűrű vizinövényzet, vagy a kis vízterek állatai, és főként a szárazföldi állatok viszonylag gyakran vannak körülvéve a genetikailag többé-kevésbé rokon fajtársaikkal. Az egyedek közti térbeli távolság tehát pozitív korrelációt mutat a köztük lévő genetikai hasonlósággal. Ebben az esetben a vertikális fertőzési utak nagy előfordulási gyakorisága várható – hacsak nem két nagyon különböző testméretű gazdafaj váltakozik a parazita közvetett fejlődési ciklusában. Ez utóbbi esetben ugyanis a paraziták hosszú időt töltenek el a nagytestű gazdában, amely ez alatt viszonylag nagy távolságokat bejár, és ez randomizálja a kistestű gazdafaj példányai közti (közvetett) továbbfertőzést. Ezzel szemben a kistestű gazda várhatóan egy kis területen belül mozog (ha nem röpköd), benne a parazita várhatóan rövidebb időt tölt, és ez nem képes randomizálni a nagytestű gazdafaj példányai közti (közvetett) továbbfertőzést.

Érdekes itt a lándzsás mótelyt (*Dicrocoelium dendriticum*), mint klasszikus tankönyvi példát megemlíteni. A mótelylárva megöli a köztigazdát, a hangyát. Miközben haldoklik, a hangya fölmászik egy fűszál hegyére, ott rágóival szilárdan rögzíti magát, ezzel növelve esélyét annak, hogy a lárva egy legelő birka – a végleges gazda – bélcsatornájába jusson (Poulin 1995). Képzeljünk most el egy hipotetikus allélt, amely a fertőzött hangyának lehetővé tenné, hogy a föld alatt pusztuljon el, ezáltal akadályozva a mótely továbbadását. A hangyák közti fertőzési útvonal indirekt, megszakítja a kérődző, illetve csiga gazdaállatokban való hosszas fejlődési szakasz (ezek a hangya szempontjából nézve vektorok); ezért a továbbfertőzés véletlenszerű, a hangyák közti rokonsági viszonyokra való tekintet nélkül zajlik. Ezért a továbbfertőzés hangyák általi szabotálásának előnyeit egyenlő eséllyel élveznék azok a hangyák, amelyek hordozzák a megfelelő allélt, és azok is, amelyek nem. Így ez az allél nem tudna szelekciós előnyt biztosítani az őt hordozó hangyáknak. Az aktív közreműködés egy halálos kórokozó fajtársakra való terjesztésében ezért semleges tulajdonság a hangyák magatartásának evolúciójában. Egyszerűen hagyják magukat manipulálni, és nincs esélyük ellenadaptáció kifejlesztésére.

Áttekintve a paraziták által manipulált gazdákról szóló irodalmi összefoglalókat (Moore & Gotelli 1990; Poulin 1994; 1995; Moore 2002) azt látjuk, hogy az esetek túlnyomó többségében (pl. a Poulin által áttekintett 114-ből 100 esetben) a manipulálni képes paraziták közvetett fejlődési ciklust mutatnak, és a zsákmányul szolgáló kistestű köztigazdát manipulálják, de egyszer sem a nagytestű végleges gazdát.

4. predikció. A modell lehetséges predikciója, hogy a fertőzött gazdaállat – ha képtelen a fertőzést felszámolni – azáltal szerezhet adaptív előnyt, hogy születési helyéről kivándorol, majd a nem-rokon fajtársak között megnövekedett mértékű szocialitást és promiszkuitást mutat. Közismert, hogy TBC fertőzés hatására a borz (*Meles meles*) elhagyja családi kötelékét, illetve, hogy veszettség esetén a kutya előbb hosszan „céltalanul kóborol” majd csak ezután kezdi a fertőzést terjeszteni (Moore 2002). Az amerikai szirtifecske (*Hirundo pyrrhonota*) esetében kimutatták, hogy a fiókakori fertőzöttség növeli a kivándorlás mértékét (a szerzők a jelenséget másképp értelmezték, Brown & Brown 1992). Számos állatfaj esetében mértek már paraziták fertőzések hatására megnövekedett mozgási aktivitást. Áttekintve 60 olyan tanulmányt, amely a fertőzések hatására megváltozott gazda mozgékonytságot elemezte, Poulin (1994) azt találta, hogy szignifikánsan nőtt az állatok mozgékonytsága 23 esetben. Várakozásaival ellentétben pont azok a paraziták okozták a legnagyobb növekedést a gazda mozgékonytságában, amelyek számára ez nem nyújtott nyilvánvaló szelekciós előnyöket. A jelenséget mégis hagyományosan úgy értelmezik, hogy a parazita manipulálja a gazda magatartását azért, hogy azt a továbbfertőzés elősegítésére kényszerítse (Moore & Gotelli 1990; Poulin *et al.* 1994; Poulin 1995). Érvelésem mindezt nem zárja ki, csak azt sugallja, hogy a parazita érdekeivel párhuzamosan a gazda számára is adaptív előnyt nyújthat a nem-rokon fajtársak fertőzését elősegíteni. Korábbi vizsgálatok alapján tudjuk, hogy a csoportos állatok arra szelektálódnak, hogy az idegeneket kizárják csoportjaikból (Peck 1990), talán éppen azért, hogy a kórokozók bejutását megakadályozzák (Freeland 1976). Az idegenek kiközösítésére való hajlam evolúciója úgy tekinthető, mint az itt leírt „emigrálj-ha-beteg-vagy” magatartásformára adott, fajon belüli adaptív ellenlépés. Akár a krónikus fertőzések hatására emigrált egy állat, akár valamilyen más hatásra, a továbbiakban a populáció átlagos rokonsági fokánál kevésbé rokon, idegen egyedek által körülvéve él. Ebből következik, hogy a fertőzések horizontális terjedésének elősegítésével szelektív

előnyökre tehet szert. Ebben a helyzetben érdekközösség alakulhat ki a gazdaállat és a benne élő paraziták között, hiszen mindkét fél profitálhat a fertőzés terjesztéséből. Ez az érdekközösség természetesen csak addig tart, amíg a fertőzött emigráns állat képtelen a fertőzésből kigyógyulni, nyilvánvalóan előnyösebb lenne számára a kórokozótól megszabadulva beilleszkedni a befogadó népességbe.

5. predikció. Egy gyógyulásra képtelen, súlyosan fertőzött állat esetleg öngyilkos lehetne, hogy térben közeli rokonait megvédje a fertőzéstől. A kivándorlás azonban előnyösebb megoldásnak mutatkozik ugyanezen problémára, hiszen nemcsak eltávolítja a kórokozókat a rokonok térbeli közelségéből, hanem egyúttal a nem-rokon fajtársak károsítását is szolgálja. Várható tehát, hogy az adaptív öngyilkosság a természetben ritka legyen, és csak olyan fajokban forduljon elő, melyek fertőzés esetén képtelenek rokonaik köréből kivándorolni. Mindez egybevág az állati öngyilkosság terén eddig tapasztalt kevés esettel. Shapiro (1976) szerint a parazitoid lárvákkal fertőzött hernyók talán azért viselkednek „kihívóan”, hogy ragadozók zsákmányául eshessenek, és ez által megóvják szomszédaikat a fertőzéstől. Az *Aphidius ervi* parazitoid tetvésző-faj által megfertőzött borsó-levéltetű (*Acyrtosiphon pisum*) pedig tűző napsütés idején leveti magát a tápnövényről a forró talajra, ahol hőhalált hal (McAllister & Roitberg 1987).

4.1.7. Az emberek továbbfertőzési viselkedése

Elképzelhető, hogy evolúciós múltunk során az emberi magatartásra ható szelekciós nyomás egy részét fertőző betegségek és paraziták fejtették ki őseinkre. A bevándorlók a korai hominidák esetében is horizontálisan adták tovább fertőzéseiket. Sőt, a fajunk esetében elterjedt nem-reproduktív szexualitás, mint pl. a prostitúció vagy a homoszexualitás lehetőséget teremthetett a nem-rokon fajtársaink irányába történő fertőzésre anélkül, hogy a közös utódok épségét veszélyeztetné. (Feltéve persze, hogy az idegenek irányában mutatott több-kevesebb nemi preferenciával párosul, és nem korlátozódik a kis szociális közösségek határain belülre.)

6. predikció. Hipotézisünkéből következik tehát, hogy az etnikai kisebbségek szórványban élő tagjai, a prostituáltak és a homoszexuálisok – ha ösztönösen viselkednének – sokkal inkább késztetést érezhetnének a fertőzések továbbadásának elősegítésére, mint az adott társadalom „átlagos, bennszülött többsége”. Ez a predikció mai társadalmakban természetesen nem vizsgálható, hiszen egy ilyen munkaterv alapvető etikai korlátokat rúgna fel.

7. predikció. Másrészt az is hipotézisünkéből következik, hogy az adott társadalom átlagos, bennszülött többsége – ha ösztönösen viselkedne – ellenadaptációként hajlamot mutasson a gyűlöletre, melynek célcsoportjai nem a társadalom véletlenszerűen kiválasztott csoportjai. E „zsigeri” gyűlölet preferenciálisan az etnikai kisebbségek, prostituáltak és homoszexuálisok szociális és szexuális kapcsolatrendszerből való kiközösítésére irányulna. A helyi közösség átlagembere, ha „ösztönösen” viselkedne, várhatóan akkor is a fertőzések felelőtlen, vagy éppen szándékos terjesztésével fogja vádolni a bevándorlókat, a prostituáltakat és a homoszexuálisokat, ha e vádaknak éppen semmilyen ténybeli alapja nincs. Talán jellemző adalék, hogy pl. a szifiliszt „francia betegség”-nek ismerik az olaszok, és „olasz betegség”-nek a franciák. Hétköznapi tapasztalat, hogy a helyi többség a rossz testszagot, vagy az alacsony higiéniai szint más egyszerű tüneteit gyakran a kisebbségek jellemzőiként emlegeti, teljesen függetlenül attól, hogy erre van-e bármilyen ténybeli alapja (Gould 1981). Nehéz volna letagadni azt a szégyenteljes tényt, hogy az etnikai kisebbségek „tetves” vagy a „bűdös” voltára utaló szófordulatok mennyire ismerősen csengenek a világ – s benne a művelt Európa – bármely nagyvárosának aluljáróiban.

Mivel az idegengyűlölet mélyen gyökerezik minden emberi társadalomban, nem valószínű, hogy bármikor is lehetőségünk nyílna objektív módon megvizsgálni azt, hogy vajon az etnikai és szexuális kisebbségek tagjai vajon valóban mutatnak-e valamilyen specifikus, a népesség átlagától jól megkülönböztethető szerepet a patogének terjesztésében. Egy ilyen vizsgálati célkitűzés nem salonképes sem erkölcsi, sem politikai szempontból. Érdemes azonban megjegyezni, hogy a globális AIDS járvány kialakulásában kiemelt szerepet játszanak a bevándorlók, a prostituáltak és homoszexuálisok (Oldstone 1998). Ez bevallottan gyenge érv, hiszen sok más, szintén jelentős járvánnyal kapcsolatban ez a lehetőség még csak fel sem merült.

Úgy is érvelhetnénk, hogy az idegengyűlölet léte és elterjedtsége fajunkban talán önmagában is arra utal, hogy a bevándorlók, prostituáltak és homoszexuálisok által horizontálisan terjesztett kórokozók jelentős szelekciós nyomást fejtettek ki őseinkre. Ennek az érvnek azonban az a gyengéje, hogy a horizontális fertőzési útvonalak önmagukban is növekvő virulenciára szelektálják a kórokozókat, tehát az etnikai szórványban élők, a prostituáltak és a homoszexuálisok által terjesztett

kórokozók talán eleve veszélyesebbek, mint a helyi átlagos, bennszülött többség kórokozói.

A fönt vázolt elgondolások az emberi idegengyűlölet, egyéb fóbiák és kirekesztési hajlamok természetéről mindenesetre csak egy adaptacionista gondolatmenet eredményei, és tudjuk jól, hogy az adaptacionista megközelítésnek erős korlátai vannak (Pigliucci & Kaplan 2000), különösen akkor, ha az emberi magatartásra kívánjuk alkalmazni. Ez az érvelés mindenesetre támpontot nyújthat azok számára, akik úgy vélik, hogy az emberi magatartás jelenkori sajátságait részben az őseinkre egykor hatott szelekciós nyomások formálták. Nyilvánvaló, hogy ha feltételezzük, hogy egy adott magatartásforma adaptív értékkel bírt őseink korai közösségeiben, ezzel a legkevésbé sem állítjuk azt, hogy ugyanez a magatartásforma erkölcsileg vagy politikailag elfogadható, vagy akár csak mentegethető volna egy modern emberi kultúrában.

8. predikció. Végül hipotézisünk szerint az is várható, hogy a fertőzések terjesztése az emberi faj agresszív viselkedési repertoárjában is kimutatható legyen; így pl. a genetikailag nem-rokon embercsoportok közti nagyléptékű agressziók – vagyis a háborúk – idején a fertőzések terjesztése rutinszerűen megjelenő viselkedésformának bizonyuljon. Iskolai történelmi tanulmányainkra visszatekintve azonban úgy tűnhet, hogy ezt a predikciót látványosan hazudtolja meg a történelem. A hadtörténet rendkívül ritkán, sőt szinte sosem említ biológiai fegyvereként alkalmazott kórokozókat.

A történelem tükre azonban torzíthat, és ennek több oka is lehet. Egyrészt az emberek érzelmi alapon elítélik a biológiai fegyverek alkalmazását, míg az emberölésre szolgáló más fegyvernemeknek – pl. a kardvívásnak, légierőnek stb. – valóságos rajongótábora van. Az ENSZ idevágó fegyverzetkorlátozási egyezménye, a Biológiai és Toxin Fegyver Egyezmény (ENSZ 1972) is éppen ezzel az általános érzelmi attitűddel indokolja a biológiai fegyverek globális tilalmát²⁶, nem pedig azzal, hogy a biológiai fegyverek mondjuk több emberi szenvedést okoznának, mint pl. a légierő által megvalósítható népiirtás. Reális lehet tehát azt feltételezni, hogy a politikai és katonai vezetők, mikor háborús eredményeiket megpróbálják egyfajta dicsőséges hőstettként elfogadtatni a hazai és nemzetközi közvéleménnyel, akkor az

²⁶ célja „teljesen kizárni a bakteriológiai (biológiai) hatóanyagok és toxinok fegyverként való használatának lehetőségét” mert az „**visszataszító** volna az emberiség lelkiismerete számára.” (kiemelés tőlem)

eredményt biztosító eszköztár említése kapcsán túlhangsúlyozzák a társadalmilag elfogadottabb fegyverek, és szívesebben elhallgatják a biológiai fegyverek esetleges szerepét. Ugyanez a jelenség a nemzeti történetírás szintjén is jellemző lehet. Így pl. a magyar történetírás jellemzően azon a véleményen van, hogy Magyarország tömegpusztító fegyvereket sosem fejlesztett, és megfélemezik a Magyar Királyi Honvédség Egészségügyi Ellenőrző Állomásáról, mely valójában egy biológiai fegyverek fejlesztésére specializált intézmény volt 1938 és 1944 között Budapesten (Rózsa & Nixdorf 2005).

Másrészt a biológiai agresszió áldozata háborús helyzetben képtelen megkülönböztetni a háborúk idején érthető járványtani okokból különösképpen pusztító járványokat az ellenség által mesterségesen előidézett járványoktól.

Harmadrészt pedig e kétféle mechanizmus (a háborús helyzet által gerjesztett „spontán” járványok és a biológiai fegyverek által szándékosan okozott járványok) egymással jelentős részben átfed. A közelmúltig (nagyjából a II. világháborúval bezárólag) gyakorlatilag minden háborúban lényegesen több áldozatot szedtek a járványok, mint a fegyverek. A hadvezetés rendszerint ismerte ezt a tényt, tehát ha bárhol háborút indítottak, akkor ezt azzal a céllal tették, hogy a járványok és fegyverek – mint együttesen hatékony eszközök – által pusztítsák az ellenséget.

Történelmünket e szempontból áttekintve azt tapasztaljuk, hogy a legkülönbözőbb civilizációk a legkülönbözőbb korszakokban számos alkalommal alkalmaztak – vagy legalábbis előkészítettek alkalmazásra – ragályos kórokozókat a tömeges agresszióra alkalmas eszközként. A biológiai fegyverkezés a nemzetközi jogi korlátok ellenére valószínűleg a jelenleg is folyik, és a jövőben is számolnunk kell vele (Dando *et al.* 2005; Wheelis *et al.* 2005). A ragályos kórokozókkal végrehajtott agresszió dokumentált megjelenése időben jóval megelőzi a kórokozó mikrobák létének és járványtani szerepének természettudományos felismerését (Wheelis 1999).

Konfliktus idején az ellenséges felek gyakran feltételezik egymásról a ragályos kórokozók szándékos terjesztését, és gyakran fenyegetik meg egymást ezzel. Ezek az események meglehetősen gyakoriak és elterjedtek lehetnek. Így pl. 2001 őszén ismeretlen terrorista postai lépfene-spóra küldeményekkel támadta az USA egyes politikai- és média-szereplőit, 18-an megfertőződtek, közülük 5 ember meghalt. Az eseményt követő híradó-tudósítások világszerte elhíresztelték a biológiai fegyver „fehér por” jellegét. Közvetlenül ezután csak Magyarországon mintegy 1300 esetben

kellett riasztani a polgári védelmet fehér port (liszt, porcukor stb.) tartalmazó halálos fenyegető levelek miatt.

Végül a fenti jelenségek kapcsán szeretnék hangsúlyozni két lényeges motívumot. Egyrészt a tapasztalati tényekkel szembesítve ezek a predikciók látszólag jobb összhangot mutatnak, mint a ma elterjedt manipulációs hipotézis, mely a paraziták terjesztése kapcsán kizárólag a paraziták adaptív érdekeit veszi figyelembe. Lényeges körülmény azonban, hogy a fenti jelenségek (predikciók) többségének vannak más, alternatív magyarázatai is, melyeket itt nem részleteztem.

Másrészt szeretném kiemelni, hogy az emberi viselkedésre vonatkozó predikciók kapcsán a legkevésbé sem kívánom azt a látszatot kelteni, mintha a korai emberelődök körében esetleg kialakult egyes viselkedési motívumok (pl. idegengyűlölet) adaptív jellege bármiféle felmentést vagy igazolást jelenthetne a mai modern társadalmakban esetleg megjelenő hasonló magatartásformák erkölcsi megítélésében.

4.1.8. Diszkusszió

A fenti érvek alapján úgy vélem tehát, hogy a fertőzési útvonalak jellege (véletlenszerű / rokonok felé / idegenek felé) nemcsak a kórokozók virulenciájának evolúcióját határozza meg, hanem egyúttal kihat a gazdaállatoknak a fertőzés esetleges továbbadásával kapcsolatos adaptív viselkedésére is. Ha a parazitáknek a gazda-viselkedés manipulálásában való érdeke mellett e hatást is figyelembe vesszük, akkor sokkal pontosabb predikciókat kapunk a fertőzött állatok várható viselkedéséről.

Sok parazita valóban meghökkentő mértékben manipulálja a gazda viselkedését, de legtöbbször olyan esetekben, mikor a gazda számára a manipulációt követni vagy annak ellenállni már semmilyen adaptációs előnyt vagy hátrányt nem jelent.

Máskor a gazdaállat kifejezetten érdekelt lehet a fertőzések továbbadásában, mert így a genetikailag távol álló fajtársait károsíthatja, és ez által közvetve a magához genetikailag hasonló rokonait hozza előnyös helyzetbe. Ilyenkor a fertőzés továbbadásában ideiglenes érdekazonosság vezérelte kollaboráció jöhet létre a gazdaállat és a benne élő paraziták között.

Azokban az esetekben, mikor az a gazda adaptív érdekeivel ellentétben állna, a virulens paraziták többnyire nem képesek manipulálni gazdáik viselkedését.

4.2. Irodalom

- Apanius, V., & Shad, G. A. 1994. Host behavior and the flow of parasites through host populations. *In: Parasitic and infectious diseases: epidemiology and ecology*, M. E. Scott, & Smith, G. (eds.). Academic Press, San Diego, California, p. 101-114.
- Barnard, C. J. , & Behnke, J. M. 1990. *Parasitism and host behaviour*. Taylor & Francis, London, U.K., 332 p.
- Brown, C. R., & Brown, M. B. 1992. Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*, **73**, 1718-1723.
- Clayton, D. H., & Moore, J. 1997. *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 473 p.
- Dando, M., Pearson, G., Rózsa, L. & Wheelis, M. 2005. Analysis and Implications. *In: Wheelis, M., Rózsa, L. & Dando, M. (eds.) 2005. Deadly Cultures: Biological Weapons since 1945*. Harvard University Press – *in press*
- Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype*. Oxford: Oxford University Press.
- Diamond, J. 1997. *Guns, germs, and Steel: the fates of human societies*. [magyarul: Háborúk, Jjárványok, Technikák: a társadalmak fátumai, Typotex, Budapest, 2000]
- ENSz 1972. *Convention on the Prohibitionon of the Development, Production and Stockpiling of Bacteriological (Biological) and Toxin Weapons and on Their Destruction*. Aláírva Londonban, Moszkvában és Washingtonban 1972 április 10-én.
- Ewald, P. W. 1994. *Evolution of infectious disease*. Oxford University Press, Oxford, U.K., 298 p.
- Ewald, P. W. 1995. Evolution of virulence: a unifying link between parasitology and ecology. *Journal of Parasitology*, **81**, 659-669.
- Freeland, W. J. 1976. Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica*, **8**, 12-24.
- Freeland, W. J. 1983. Parasites and the coexistence of animal host species. *American Naturalist*, **121**, 223-236.
- Gadagkar, R. 1993. Can animals be spiteful? *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 232-234.
- Gould, S. J. 1981. *The mismeasure of man*. Norton.

- Hamilton, W. D. 1970. Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature*, **228**, 1218-1220.
- Hart, B. L. 1992. Behavioral adaptations to parasites: an ethological approach. *Journal of Parasitology*, **78**, 256-265.
- Hudson, P., & Greenman, J. 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 387-390.
- Judson, O. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 9-14.
- Lockhart, A. B., Thrall, P. H. & Antonovics, J. 1996. Sexually transmitted diseases in animals: ecological and evolutionary implications. *Biological Reviews*, **71**, 415-471.
- McAllister, M. K. & Roitberg, B. D. 1987. Adaptive suicidal behaviour in pea aphids. *Nature*, **328**, 797-799.
- Moore, J. & Gotelli, N. J. 1990. A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. *In: Parasitism and host behaviour*, Barnard, C. J. & Behnke, J. M. (eds.). Taylor and Francis, London, U.K., p. 193-233.
- Moore, J. 1983. Responses of an avian predator and its isopod prey to an acanthocephalan parasite. *Ecology*, **64**, 1000-1015.
- Moore, J. 2002. *Parasites and the behavior of animals*. Oxford University Press, UK.
- Oldstone, M. B. A. 1998. *Viruses, Plagues, and History*. Oxford University Press, Oxford, UK. Magyarul: *Vírusvadászok*, Typtex, Budapest, 2002.
- Peck, J. R. 1990. The evolution of outsider exclusion. *Journal of Theoretical Biology*, **142**, 565-571.
- Pigliucci, M. & Kaplan, J. 2000. The fall and rise of Dr. Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 66-69.
- Poulin, R. 1994. A meta-analysis of parasite-induced behavioural changes. *Animal Behaviour*, **48**, 137-146.
- Poulin, R. 1995. "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *International Journal for Parasitology*, **25**, 1371-1383.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary ecology of parasites*. Chapman & Hall, London, U.K., 212 p.

- Poulin, R., Brodeur, J. & Moore, J. 1994. Parasite manipulation of host behaviour: should hosts always lose? *Oikos*, **70**, 479-484.
- Poulin, R., Curtis, M. A. & Rau, M. E. 1992. Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda) on the behaviour of *Cyclops bernalis* (Copepoda) and its susceptibility to fish predators. *Parasitology*, **105**, 265-271.
- Reiczigel, J., & Rózsa, L. 1998. Host-mediated site-segregation of ectoparasites: an individual-based simulation study. *Journal of Parasitology*, **84**, 491-498.
- Rózsa L. 1999a. Szelekció és adaptáció. *A Biológia Tanítása*, **7(2)**, 15-19.
- Rózsa L. 1999b. Ivaros szaporodás és ivari szelekció. *A Biológia Tanítása*, **7(3)**, 7-10.
- Rózsa L. 1999c. Az ivari szelekció és az emberi faj eredete. *A Biológia Tanítása*, **7(4)**, 7-10.
- Rózsa, L. & Nixdorff, K. 2005. Biological Weapons in Non-Soviet Warsaw Pact Countries. In: Wheelis, M., Rózsa, L. & Dando, M. (eds.) 2005. Deadly Cultures: Biological Weapons since 1945. Harvard University Press – *in press*
- Shapiro, A. M. 1976. Beau geste! *American Naturalist*, **110**, 900-902.
- Uchmanski, J., & Grimm, V. 1996. Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 437-441.
- Vickery, W. L., Brown, J. S. & FitzGerald, G. J. 2003. Spite: altruism's evil twin. *Oikos*, **102**, 413-416.
- Wheelis, M. 1999. Biological warfare before 1914. In: *Biological and Toxin Weapons: Research, Development and Use from the Middle Ages to 1945* (Ed. by E. Geissler & J. E. v. C. Moon), pp. 8–34. Oxford: Oxford University Press.
- Wheelis, M., Rózsa, L. & Dando, M. 2005. Biological Weapons: Historical Context and Overview. In: Wheelis, M., Rózsa, L. & Dando, M. (eds.) 2005. Deadly Cultures: Biological Weapons since 1945. Harvard University Press – *in press*

5. Összefoglalás

Értekezésem – az írott követelményeknek megfelelően – a kandidátusi dolgozatom megvédése után megjelent (vagy közlésre elfogadott) publikációimon alapszik. E publikációk jelentős hányada társszerzőkkel együttműködésben készült, de ahol lehetett (pl. matematikai és immunológiai részek esetében) ott a jelen értekezésben a társszerzőim által alkotott részeket leegyszerűsítettem vagy kihagytam. Sok ponton viszont nem hagyhattam ki teljes egészében a társszerzőim munkáját, mert anélkül a közös munka egésze is értelmezhetetlenné vált volna.

Mondanivalómat három részre tagoltam. Az első rész állatökológiai dolgozatokat foglal össze, melyek a tetvek (Phthiraptera) ökológiájával, evolúciójával, és – tágan értelmezett – viselkedésével kapcsolatos új eredményeket mutatnak be. Elemeztem a tetvek habitat-szegregációját, gazdaegyedek közti eloszlását, mennyiségét, taxonómiai változatosságát, ivararányát és ivari testméret-dimorfizmusát befolyásoló evolúciós és környezeti tényezőket. Leírtuk az ektoparaziták testtáj-szegregációjának egy lehetséges evolúciós mechanizmusát. Egy telepesen és egy territoriálisan költő gazdafaj közti összehasonlításban kimutattuk, hogy a tetű-együttesek prevalenciája, fajgazdagsága, gyakorisági eloszlásainak aggregáltsága, valamint ivararánya a gazdafaj szocialitásának különbségeit tükröző eltéréseket mutatnak. Majd 27 tetűfaj gyakorisági eloszlásait elemezve a gazdafaj szocialitásának eltéréseit tükröző eltérő mértékű aggregáltságot mutattunk ki. Kimutattam, hogy madárfajok közti összehasonlításban a tetvesség átlagos abundanciáját gazdafaj testmérete prediktálja, míg a gazda szocialitásának erre nincs kimutatható hatása. Kimutattuk, hogy az Amblycera tetvek taxonómiai gazdagságát prediktálja a gazdafaj fiókakori T-sejtes immunválasz képessége, míg az Ischnocera tetveket nem jellemzi e kapcsolat. Kimutattam, hogy az emberi hajtetű fertőzésekben az intenzitás és az ivararány egyes esetekben az adaptív ivararány manipulációs hipotéziseknek megfelelő összefüggést mutat. Kimutattuk, hogy a tasakospatkány szőrtetvek esetében az ivari szelekció és a fajképződés összefügg, és ezek mértéke jellegzetes földrajzi eltéréseket mutat.

Értekezésem második része azon alapszik, hogy a tetvek – mint más ragályos kórokozóknál jobban „számlálható” lények – kiváló lehetőséget nyújtanak a statisztika epidemiológiai és parazita-ökológiai alkalmazására. E fejezetben egyrészt

kritikusan áttekintjük a statisztikai eljárások parazita-ökológiában való használatát, másrészt matematikus társszerzőmnek köszönhetően új megközelítéseket is javasolunk pl. a zsúfoltság és a sztochasztikus egyenlőség elemzése terén. A cikkeinkben javasolt új eljárások használatát egy felhasználóbarát és ingyenes szoftver segíti, amely ma már világszerte elterjedt a legkülönbözőbb parazita csoportok kutatásában.

Végül értekezésem utolsó fejezete a gazda-parazita kölcsönhatás evolúciós-ökológiai vonatkozásainak egy korábban ismeretlen motívumát foglalja össze. Itt az egyedi gazda-parazita kapcsolat utolsó szakaszában – miután a gazda képtelen volt elkerülni a fertőzést vagy kigyógyulni belőle – a gazda előtt álló döntési helyzetet elemeztem. Ilyenkor a gazdaállat vagy (1) megakadályozhatja a fertőzés fajtársai felé való továbbjutását, vagy (2) elősegítheti azt, vagy (3) lehet e szempontból inaktív, semleges szereplő. Megmutattam, hogy a gazda számára optimális az (1) viselkedés, ha a fertőzési útvonalak a véletlennél nagyobb eséllyel mutatnak genetikailag rokon fajtársak felé. Megfordítva, a gazda számára optimális a (2) viselkedés, ha a fertőzési útvonalak a véletlennél nagyobb eséllyel mutatnak genetikailag nem-rokon, „idegen” fajtársak felé. Végül, ha a fertőzési útvonalak a populáción belül véletlenszerűek, akkor gazda számára neutrális tulajdonság a fertőzések terjesztése vagy éppen annak akadályozása. Érveket hoztam fel amellett, hogy a gazda viselkedésének paraziták általi manipulációját akkor tehetjük hatékonyabb (pontosabb predikciókat eredményező) hipotézissé, ha a fertőzött gazda adaptív érdekeit is figyelembe vesszük.

A klasszikus epidemiológia a gazdaállatot (vagy embert) a fertőzéseket elszenvedő, és azok ellen minden lehetséges módon védekező lénynek tekinti. Az itt vázolt elképzelés, ha többé-kevésbé igaznak bizonyul, alapvetően változtatja meg ezt az epidemiológiai nézetet, hiszen a fertőzött gazdát a kapcsolat utolsó szakaszában gyakran nem védekező, sőt, olykor a ragályos kórokozókkal együttműködő lényként interpretálja.

6. Köszönetnyilvánítás

Feleségem és gyermekeim nyugodt derűvel viselték különös hóbotnak tetsző tetű-kutatói munkám következményeit, és megértő szavakkal fogadták tetvész kollégáim családtagjait is.

Kassai Tibor és Papp László professzor urak tették lehetővé, hogy közel két évtizeden át a parazita ökológia rejtelseivel foglalkozhassak. Támogatásuk nélkül ma bizonyosan nem lehetnék a tudományos élet közelében.

Társszerzőim olyan tudományterületek tiszteletére tanítottak meg, amelyekről nélkülük fogalmam sem lehetett volna. Rékási József megmutatta, hogy milyen egy kutató tanár, aki diákjainak egy életre szóló élményt ad. Reiczigel Jenő személyében kiváló matematikusra és jó baráttra leltem. Anders P. Møller által bepillantást kaptam egyfajta terep-immunológiai tudományba, amit lényegében ő maga talált fel. Liker Andrással élményt jelentett a terepen madarászni, hiszen optimizmusát még az sem törheti meg, hogyha közben a létránkat ellopják. Kabai Péternek köszönhetem többek között azt, hogy statisztikai szoftverünk ingyenesen elérhető a világhálón.

Nemzetközi kapcsolataimban mindig számíthattam Steve C. Barker (Ausztrália), Dale H. Clayton (USA), Malcolm Dando (Nagy-Britannia), Robert Poulin (Új-Zéland), Mark Wheelis (USA) és mások önzetlen segítségére.

A könyvtárakban biztosan elvesztem volna Mácsay Ildikó, Orbán Éva és Büki József türelmes, szakszerű és hatékony segítségével.

Az adminisztrációs terheket Ricsóy Béláné vette le a vállamról.

Kutatásaim anyagi hátterét főként OTKA pályázataim (1/3 1367, F016792, T035150, T049157), a NATO Science Programme (Collaborative Linkage Grant) és a Széchenyi Professzori Ösztöndíj (1999-2002) biztosították.

Mindnyájuknak köszönetet mondok fáradozásaikért.

Budapest, 2005. szeptember 20.

Rózsa Lajos

7. Táblázatok

| Dolmányos varjú (N=89) | N. fertőzött (prevalencia) | Imágó tetvek (N) | Ivar- arány | P |
|----------------------------------|-------------------------------|------------------|----------------|-------|
| <i>Myrsidea cornicis</i> | 26 (29 %) | 178 | 0,27 | 0,001 |
| <i>Philopterus ocellatus</i> | 34 (38 %) | 299 | 0,26 | 0,001 |
| <i>Brueelia uncinosa</i> | 4 (4 %) | 8 | ~ | |
| <i>Menacanthus eurysternus</i> | 7 (8 %) | 18 | ~ | |
| <i>Colpocephalum fregili</i> | 1 (1 %) | 1 | ~ | |

| Vetési varjú (N=37) | N. fertőzött (prevalencia) | Imágó tetvek (N) | Ivar- arány | P |
|-------------------------------|-------------------------------|------------------|----------------|-------|
| <i>Myrsidea isostoma</i> | 26 (70 %) | 413 | 0,41 | 0,001 |
| <i>Philopterus atratus</i> | 22 (59 %) | 369 | 0,39 | 0,001 |
| <i>Brueelia tasniamae</i> | 17 (46 %) | 529 | 0,32 | 0,001 |
| <i>Menacanthus gonophaeus</i> | 3 (8 %) | 15 | ~ | |
| <i>Colpocephalum fregili</i> | 9 (24 %) | 36 | ~ | |

I. táblázat. A két varjófaj tetű-fertőzöttségének alapadatai. Az utolsó oszlop (P) a tapasztalt ivararánynak az egyensúlyi értéktől (0,5) való eltérésére vonatkozik.

Anas platyrhynchos

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----|---|---|---|---|---|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|------|
| <i>Anaticola</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 7 | 8 | 9 | 11 | 13 | 14 | 15 | 21 | 29 | 30 | 44 | 2363 |
| <i>Crassicornis</i> | 33 | 5 | 5 | 4 | 3 | 3 | 1 | 3 | 2 | 2 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Anatoecus</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 5 | 6 | 15 | 16 | 17 | 20 | 75 | 83 | | | | | | |
| <i>Dentatus</i> | 57 | 2 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | |
| <i>Anatoecus</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 6 | 8 | 9 | 10 | 549 | | | | | | | | | |
| <i>Icterodes</i> | 60 | 4 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | |
| <i>Trinoton</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 6 | 7 | 44 | | | | | | | | | | |
| <i>querquedulae</i> | 63 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | | |
| <i>Trinoton</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | | | | | | | | | | | | | |
| <i>luridum</i> | 63 | 3 | 3 | 2 | 1 | | | | | | | | | | | | | |

Scolopax rusticola

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|----|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| <i>Cummingsiella</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 7 | 8 | 9 | 10 | 13 | 14 | 15 | 16 | 29 | 30 | 38 | 40 | 66 | 68 | 75 | 276 |
| <i>aurea</i> | 67 | 3 | 3 | 1 | 5 | 5 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Rhynonirmus</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 8 | 9 | 13 | 19 | 24 | 34 | 685 | | | | | | | | | | |
| <i>helvolus</i> | 82 | 2 | 1 | 2 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | | | | | | | | | | |

Streptopelia decaocto

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|----|----|---|---|---|---|---|----|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>Columbicola</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 16 | 20 | 22 | 29 | 47 |
| <i>bacillus</i> | 55 | 10 | 6 | 8 | 2 | 2 | 1 | 3 | 5 | 5 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Coloceras</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 9 | 36 | | | | | | | | | | | | |
| <i>piageti</i> | 93 | 7 | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | |

Corvus corone cornix

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|----|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|
| <i>Philopterus</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 12 | 13 | 14 | 22 | 32 | 33 | 35 | 36 | 58 |
| <i>ocellatus</i> | 50 | 4 | 2 | 3 | 1 | 6 | 2 | 1 | 2 | 2 | 4 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Myrsidea</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 14 | 15 | 17 | 46 | 101 | | | |
| <i>cornicis</i> | 60 | 5 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |

Corvus frugilegus

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|----|---|---|---|---|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|-----|
| <i>Myrsidea</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 14 | 18 | 20 | 23 | 30 | 32 | 40 | 44 | 62 | 197 |
| <i>isostoma</i> | 11 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Philopterus</i> | 0 | 1 | 2 | 4 | 5 | 7 | 9 | 12 | 18 | 19 | 21 | 68 | 71 | 115 | 149 | | | | | | | |
| <i>atratus</i> | 13 | 3 | 4 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | | |
| <i>Brueelia</i> | 0 | 1 | 3 | 4 | 5 | 6 | 14 | 20 | 38 | 46 | 105 | 111 | 131 | 143 | | | | | | | | |
| <i>tasniamae</i> | 19 | 1 | 3 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | | | | | | | | |
| <i>Colpocephalum</i> | 0 | 1 | 2 | 3 | 5 | 10 | 12 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>fregili</i> | 28 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |

II. táblázat. Öt gazdafajról gyűjtött 15 tetűfaj tapasztalt eloszlásai. A sorok minden párjában a felső sor a fertőzöttségi osztály (a tetvek egyedszáma), míg az alsó sor az ebbe az osztályba tartozó madarak egyedszáma. A nulla egyedszámmal jellemzett fertőzöttségi osztályokat kihagytuk.

| Forrás | gazdafaj | N gazda | Parazita faj | prev. % | átlagos abund. | abundancia variáciája | k | D |
|------------------------|---------------------------------|---------|-------------------------------|---------|----------------|-----------------------|--------|-------|
| Fowler & Miller 1984 | <i>Hydrobates pelagicus</i> \$ | 240 | <i>Halipeurus pelagicus</i> | 97,5 | 5,75 | 13,48 | 4,27 | 0,359 |
| -- " -- | <i>Fulmarus glacialis</i> \$ | 35 | <i>Perineus nigrolimbatus</i> | 80 | 2,74 | 8,67 | 1,27 | 0,568 |
| Fowler & Williams 1985 | <i>Emberiza schoeniclus</i> | 213 | <i>Philopterus residuus</i> | 21,6 | 0,75 | 5,2 | 0,13 | ? |
| -- " -- | -- " -- | 111 | <i>Philopterus residuus</i> | 24,3 | 1,91 | 36,5 | 0,116 | ? |
| Fowler & Price 1987 | <i>Oceanites oceanicus</i> \$ | 102 | <i>Philoceanus robertsi</i> | ? | 6,6 | 34,8 | 1,56 | ? |
| Fowler & Hodson 1988 | <i>Oceanodroma leucorhoa</i> \$ | 100 | <i>Halipeurus pelagicus</i> | 61 | 1,4 | 3,04 | 1,121 | 0,597 |
| Fowler & Show 1989 | <i>Puffinus p. puffinus</i> \$ | 230 | <i>Trabeculus aviator</i> | 99,5 | 28,7 | 368,7 | 2,42 ! | ? |
| -- " -- | -- " -- | 230 | <i>Halipeurus diversus</i> | 99,5 | 24,2 | 316,8 | 2,00 | ? |
| Fowler & Hodson 1991 | <i>Cinclus cinclus</i> | 50 | <i>Philopterus cincli</i> | 54,0 | 1,6 | 9,76 | 0,314 | 0,743 |
| Clark et al. 1994 | <i>Delichon urbica</i> \$ | 161 | <i>Brueelia gracilis</i> | 49 | 3,20 | 45,35 | 0,24 | 0,766 |
| Lee & Clayton 1994 | <i>Apus apus</i> \$ | 87 | <i>Dennyus hirundinis</i> | 67,8 | 1,9 | 5,2 | 1,1 | 0,581 |
| Potti & Merino 1995 | <i>Ficedula hypoleuca</i> | 462 | <i>Philopterus capillatus</i> | 23,6 | 0,66 | 4,82 | 0,105§ | 0,901 |
| Jelen dolgozat | <i>Anas platyrhynchos</i> | 72 | <i>Anaticola crassicornis</i> | 54,2 | 37,49 | 77306,24 | 0,31 ! | 0,939 |
| -- " -- | -- " -- | 72 | <i>Anatoecus dentatus</i> | 20,8 | 3,49 | 181,71 | 0,07 ! | 0,916 |
| -- " -- | -- " -- | 72 | <i>Anatoecus icterodes</i> | 16,7 | 8,18 | 4180,92 | 0,07 | 0,965 |
| -- " -- | -- " -- | 72 | <i>Trinoton querquedulae</i> | 12,5 | 0,96 | 27,98 | 0,05 | 0,943 |
| -- " -- | -- " -- | 72 | <i>Trinoton luridum</i> | 12,5 | 0,26 | 0,62 | 0,11 § | 0,895 |
| -- " -- | <i>Scolopax rusticola</i> | 102 | <i>Cummingsiella aurea</i> | 34,3 | 7,75 | 901,20 | 0,14 ! | 0,887 |
| -- " -- | -- " -- | 102 | <i>Rhynonirmus helvolus</i> | 19,6 | 8,79 | 4610,41 | 0,07 | 0,956 |
| -- " -- | <i>Streptopelia decaocto</i> | 111 | <i>Columbicola bacillus</i> | 50,5 | 3,75 | 45,29 | 0,29 ! | 0,734 |
| -- " -- | -- " -- | 111 | <i>Coloceras piageti</i> | 16,2 | 0,75 | 13,10 | 0,08 | 0,925 |
| -- " -- | <i>Corvus frugilegus</i> \$ | 37 | <i>Myrsidea isostoma</i> | 70,27 | 15,46 | 1151,24 | 0,51 | 0,722 |
| -- " -- | -- " -- | 37 | <i>Philopterus atratus</i> | 64,86 | 15,11 | 1075,84 | 0,40 | 0,773 |
| -- " -- | -- " -- | 37 | <i>Brueelia tasniamae</i> | 45,95 | 21,27 | 1916,69 | 0,23 | 0,759 |
| -- " -- | -- " -- | 37 | <i>Colpocephalum fragili</i> | 24,32 | 1,03 | 7,08 | 0,13 | 0,848 |
| -- " -- | <i>Corvus corone cornix</i> | 89 | <i>Myrsidea cornicis</i> | 32,58 | 3,85 | 147,87 | 0,14 ! | 0,848 |
| -- " -- | -- " -- | 89 | <i>Philopterus ocellatus</i> | 43,82 | 4,90 | 94,67 | 0,21 ! | 0,771 |

III. táblázat. Az ismert tolltetű eloszlások leíró statisztikái. \$: telepesen költő gazdafaj, ?: nincs adat, !: nem illeszkedik a negatív binomiális modellhez ($P > 0,05$), §: nem volt illeszkedésvizsgálat.

| Gazdafaj | Szocialitás | tömeg (g) | N gazda | N tetű | Forrás |
|----------------------------------|-------------|-----------|---------|--------|---|
| <i>Alauda arvensis</i> | 2 | 39,95 | 46 | 5 | Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Apus apus</i> | 3 | 37,6 | 87 | 168 | Lee & Clayton (1995) |
| <i>Cinclus cinclus</i> | 1 | 59,8 | 50 | 93 | Fowler & Hodson (1991) |
| <i>C. coccothraustes</i> | 1,5 | 54 | 50 | 213 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Columba livia</i> | 2 | 354,5 | 285 | 6744 | Cerny (1970), Rózsa (1990) |
| <i>Corvus frugilegus</i> | 3 | 488 | 139 | 6115 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Corvus monedula</i> | 2,5 | 246 | 113 | 667 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Delichon urbica</i> | 3 | 14,5 | 114 | 1485 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Dendrocopos major</i> | 1 | 81,6 | 68 | 329 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Emberiza citrinella</i> | 2 | 26,5 | 60 | 157 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Emberiza bruniceps</i> | 2 | 23,5 | 55 | 59 | Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Emberiza schoeniclus</i> | 2 | 18,3 | 370 | 639 | Fowler & Williams (1985), Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Fringilla coelebs</i> | 2 | 21,4 | 101 | 105 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Galerida cristata</i> | 1,5 | 40,45 | 198 | 1885 | Blagoveshchensky (1951), Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Garrulus glandarius</i> | 1 | 161 | 115 | 1079 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Hydrobates pelagicus</i> | 2,5 | 25,2 | 240 | 1395 | Fowler & Miller (1984) |
| <i>Lanius collurio</i> | 1 | 29,9 | 42 | 105 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Merops apiaster</i> | 3 | 56,6 | 41 | 649 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Oceanites oceanicus</i> | 2 | 32 | 61 | 404 | Fowler & Price (1987) |
| <i>Oceanodroma Leucorhoa</i> | 2 | 31,7 | 100 | 149 | Fowler & Hodson (1988) |
| <i>Passer domesticus</i> | 2,5 | 27,7 | 112 | 563 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Passer hispaniolensis</i> | 3 | 24,2 | 61 | 121 | Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Passer montanus</i> | 2,5 | 22 | 131 | 177 | Blagoveshchensky (1951), Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Phoenicurus erythronotus</i> | 1 | 18,5 | 47 | 74 | Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Pica pica</i> | 1,5 | 177,5 | 107 | 1958 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Puffinus puffinus</i> | 3 | 453 | 230 | 12298 | Fowler & Shaw (1989) |
| <i>Riparia riparia</i> | 3 | 14,6 | 169 | 225 | Balát (1966), Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Sitta europaea</i> | 1 | 22 | 41 | 0 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Streptopelia decaocto</i> | 2 | 149 | 43 | 195 | Cerny (1970) |
| <i>Streptopelia turtur</i> | 1 | 132 | 64 | 475 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Sturnus roseus</i> | 3 | 66,5 | 42 | 163 | Blagoveshchensky (1951) |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 2,5 | 82,3 | 264 | 2187 | Blagoveshchensky (1951), Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Turdus merula</i> | 1,5 | 113 | 92 | 1818 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Turdus philomelos</i> | 1 | 67,75 | 69 | 360 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Turdus pilaris</i> | 2,5 | 106 | 43 | 617 | Shumilo & Lunkashu (1972) |
| <i>Turdus viscivorus</i> | 1,5 | 115 | 40 | 551 | Shumilo & Lunkashu (1972) |

IV. táblázat. A dolgozatban felhasznált adatok összefoglalása és a fertőzőöttségi adatok forrásai.

| Változó | átlag | S. E. | Medián | terjedelem | N |
|----------------------------|--------------|--------------|---------------|-------------------|----------|
| Amblycera átl. abundancia | 2,278 | 0,898 | 0,409 | 0-18,56 | 23 |
| Ischnocera átl. abundancia | 6,541 | 1,650 | 1,370 | 0-27,39 | 23 |
| Amblycera génuszok száma | 1,713 | 0,113 | 2 | 0-4 | 80 |
| Ischnocera génuszok száma | 1,713 | 0,089 | 2 | 0-4 | 80 |

V. táblázat. Az Amblycera és Ischnocera tetvek fertőzéseinek leíró statisztikái. N a madárfajok száma.

| Ivararány | N | r | P |
|---|----|--------|------------------|
| Spearman rang korrelációk | | | |
| Ivari testméret dimorfizmus | 97 | 0,2443 | NS 0,0159 |
| Nőstény genitália méret | 85 | 0,3883 | 0,0002 |
| Nőst. genitália strukturális komplexitása | 97 | 0,3692 | 0,0002 |
| Hím genitália méret | 97 | 0,2968 | 0,0032 |
| Hím genitália strukturális komplexitása | 97 | 0,3514 | 0,0004 |
| Hím fogószerv mérete | 89 | 0,2367 | NS 0,0256 |
| Hím fogószerv strukturális komplexitása | 97 | 0,3485 | 0,0005 |

| Átlagos intenzitás | N | r | P |
|---|----|--------|------------------|
| Spearman rang korrelációk | | | |
| Ivararány | 97 | 0,3338 | 0,0008 |
| Ivari testméret dimorfizmus | 97 | 0,2072 | NS 0,0417 |
| Nőstény genitália méret | 85 | 0,2772 | NS 0,0102 |
| Nőst. genitália strukturális komplexitása | 97 | 0,5291 | <0,0001 |
| Hím genitália méret | 97 | 0,2038 | NS 0,0453 |
| Hím genitália strukturális komplexitása | 97 | 0,2558 | NS 0,0114 |
| Hím fogószerv mérete | 89 | 0,3397 | 0,0011 |
| Hím fogószerv strukturális komplexitása | 97 | 0,4693 | <0,0001 |

VI. táblázat. Az ivararány, átlagos intenzitás, és a spermakompetícióval kapcsolatos morfológiai bélyegek kovariációja szőrtetű (al-)fajok közti összehasonlításban. NS: nem szignifikáns a Bonferroni korrekció után (Bonferroni α' = 0,0034) (Sokal & Rohlf 1995). Mind a 15 korreláció iránya megfelel a spermakompetíció hipotézis által prediktált iránynak (egymástól független, véletlen irányú korrelációkat feltételezve ennek esélye $P < 0,00001$). Filogenetikai kontrollt nem végeztünk.